Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung
der Technischen Universität Berlin
und dem Genetischen Institut der Freien Universität Berlin

Untersuchungen über die Dosiseffekte eines pleiotrop wirkenden Faktors (*densiibericum*) in diploider und tetraploider Gerste (*Hordeum vulgare* convar. *hexastichon*)

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

VORGELEGT VON

Nguyen thi Mân

AUS DA-NANG, VIET-NAM

1968

1966

Druck von A. W. Hayn's Erben, Berlin 36

1. Referent: Prof. Dr. H. LÜERS

2. Referent: Prof. Dr. W. HOFFMANN

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Dezember 1966

Tag der Promotion: 29. OKT. 1968

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Die Arbeit ist in der Zeitschrift für Pflanzenzüchtung Bd. 59, Heft 1, Seite 4—49 (1968)
im Wortlaut veröffentlicht.

Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung
der Technischen Universität Berlin
und dem Genetischen Institut der Freien Universität Berlin

Untersuchungen über die Dosiseffekte eines pleiotrop wirkenden Faktors (*densiibericum*) in diploider und tetraploider Gerste (*Hordeum vulgare* convar. *hexastichon*)

Von

NGUYEN THI MÂN

Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung
der Technischen Universität Berlin
und dem Genetischen Institut der Freien Universität Berlin

Untersuchungen über die Dosiseffekte eines pleiotrop wirkenden Faktors (*densiibericum*) in diploider und tetraploider Gerste (*Hordeum vulgare* convar. *hexastichon*)

Von

NGUYEN THI MÂN

Mit 16 Abbildungen

I. EINLEITUNG

Fast zur selben Zeit, als die MENDELschen Gesetze wiederentdeckt wurden, wies CORRENS auf das Problem der Interaktion zwischen den Allelomorphen eines Locus hin. Schon 1901 stellte er fest, daß vollständige Dominanz eines Allels über ein anderes selten ist und daß es sich, sofern man eine geeignete Meßmethodik anwendet, bei F_1-Bastarden sehr häufig um unvollständige Dominanz handelt.

So gibt es eine ganze Skala von Dominanzgraden, deren eines Extrem bei der intermediären Genwirkung liegt, d. h. der Meßwert der F_1 entspricht dem Mittel zwischen den Werten beider Eltern; auf der anderen Seite steht die vollständige Dominanz eines Allels über das andere. Darüber hinaus wurde verschiedentlich beobachtet, daß in Heterozygoten die Wirkung eines dominanten Allels stärker ist als die zweier dominanter Faktoren in einer Homozygoten. Man kann annehmen, daß eine Interaktion zwischen dem rezessiven und dem dominanten Allel stattfindet. Die dadurch erzeugte Steigerung der Genwirkung, die über das Maß der einen Homozygoten hinausgeht, nennt man Superdominanz.

Bei unvollständiger Dominanz kann man die Wirkung eines einzelnen Faktors dadurch ermitteln, daß man die Zahl der dominanten Allele variiert und untersucht, ob eine lineare Beziehung zwischen Gendosis und meßbarer Genwirkung besteht. Eine quantitative, aber nicht lineare Beziehung zwischen Gendosis und Genwirkung läßt dagegen auf eine Wechselwirkung zwischen den Allelen oder zwischen den dominanten Allelen und dem genetischen Hintergrund schließen.

Während bei diploiden Formen nur drei Genotypen mit zwei, einem und null dominanten Allelen für die Untersuchungen zur Verfügung stehen, bieten Autotetraploide fünf verschiedene Genotypen mit vier, drei, zwei, einem und null

dominanten Allelen. Deshalb sind solche Untersuchungen über Gendosiswirkungen an Autotetraploiden besonders aussichtsreich.

Gendosiseffekte bei unvollständig dominanten Faktoren von tetraploiden Pflanzen wurden u. a. von BRIX und QUADT (1953) und von BRIX (1955) an Chlorophyllfaktoren bei *Dactylis glomerata*, von BÖHME und SCHÜTTE (1956) an Blütenfarben von *Antirrhinum*-Mutanten, von SEYFFERT (1957) ebenfalls an *Antirrhinum majus* und von KESSLER (1959) an *Cyclamen persicum* beobachtet und untersucht.

WRICKE (1955) und SEYFFERT (1957) berichteten über Superdominanz bei tetraploider *Arabidopsis thaliana* bzw. *Silene armeria*.

In dieser Arbeit werden Gendosiseffekte bei Gerste untersucht. Sie werden von einem Faktor verursacht, der von HOFFMANN (1961) bei Mutanten aus einer glattgrannigen Nachkommenschaft einer Gerstenpopulation gefunden wurde und eine Verkürzung der Halm- und Ährenlänge bedingt. Der betreffende rezessive Erbfaktor soll die Bezeichnung *densiibericum* (= *di*) erhalten, da die *di di*-Formen Merkmale der Gerstenvarietäten *densum* und *ibericum* zeigen.

Die von HOFFMANN gefundene Mutante erwies sich als heterozygot und zeigte nach Selbstung drei verschiedene Typen:

1. sehr langhalmige, lockerährige Pflanzen, die der Ausgangsform entsprachen,
2. Pflanzen mit mittellangen Halmen und mitteldichten Ähren, wie sie auch die Mutante zeigte, und
3. Pflanzen mit sehr kurzem Halm und sehr dichten Ähren.

Die beiden ersten Typen haben kleine Glumae, während der letzte Typ große Glumae aufweist. Die drei Typen wurden im Verhältnis 1 : 2 : 1 beobachtet. Aus diesem Spaltungsverhältnis schloß HOFFMANN, daß es sich hier um einen Faktor handelt, der unvollständig dominant vererbt wird und monogen spaltet. Es ist beachtenswert, daß dieses Gen eine pleiotrope Wirkung zeigt, die sich auf Halmlänge, Ährendichte und Glumagröße erstreckt.

Ähnliche pleiotrop wirkende Mutationen wurden auch bei zweizeiligen Gersten als *erectoides*-Formen beobachtet, die am Locus r lokalisiert werden könnten (HAGBERG et al. 1963).

Die Untersuchung pleiotrop wirkender Faktoren ist besonders interessant, weil man an solchen Befunden prüfen kann, ob sich die Geneffekte in allen beeinflußten Merkmalen mit steigender Dosis proportional verändern oder ob sie voneinander unabhängig sind.

In dieser Arbeit wird daher hauptsächlich die Gendosiswirkung des *densiibericum*-Faktors in bezug auf die quantitativen Merkmale Halmlänge, Ährendichte, Glumagröße und Fertilität bei experimentell hergestellten autotetraploiden Pflanzen untersucht, daneben aber auch bei den diploiden Ausgangsformen.

Aus zahlreichen Untersuchungen ist bekannt, daß Gibberellinsäure einen Einfluß auf das Streckungswachstum der Internodien von Halmen und Ähren, insbesondere auch bei gewissen *erectoides*-Mutanten der Gerste, ausübt. Aus diesem Grunde wurden außerdem Gibberellinbehandlungen an diploiden Formen durchgeführt, um zu prüfen, ob die durch den Faktor *densiibericum* bedingte Verkürzung von Halmlänge und Ährendichte durch Gibberellin aufgehoben werden kann.

II. MATERIAL UND METHODEN

Als Ausgangsmaterial standen glatt- und rauhgrannige Gerstenstämme von HOFFMANN (1961), die den Faktor *densiibericum* enthielten, zur Verfügung. Die glattgrannigen dichtährigen und kurzhalmigen Mutanten sind in einer der Nachkommenschaften einer Population aufgefunden worden, die aus der Kreuzung eines glattgrannigen Stammes mit einem besonders winterfesten Zuchtstamm ausgelesen worden war. Durch Einkreuzung dieser Mutante in die rauhgrannige Wintergerstensorte 'Mahndorfer Viktoria' ist die dichtährige und kurzstrohige rauhgrannige Form entstanden. Die Halmlänge und Ährendichte entsprechen sich ungefähr bei beiden Formen, während die Klappen bei den rauhgrannigen Formen etwas schwächer ausgebildet sind: sie sind nur in der Mitte der Ähre breit, am unteren Ährenteil etwas kleiner und am oberen Teil sehr klein und tragen dünne Haarfortsätze (HOFFMANN 1961).

Das polyploide Ausgangsmaterial, das für die Untersuchung der Gendosiswirkung nötig war, erhielten wir durch Colchizinierung der diploiden Stämme. Wir benutzten hierzu die Methode von SCHUMANN (1960), die sich für Getreidearten am besten eignet. Um erfolgreiche Polyploidisierung nachzuweisen, wurde die Nachkommenschaft der behandelten Pflanzen cytologisch untersucht.

Die rauhgrannigen F_1-Pflanzen waren alle aus der Kreuzung sehr lang/sehr locker × sehr kurz/sehr dicht hervorgegangen. Bei der reziproken Kreuzung war der Ansatz sehr schlecht, wahrscheinlich bedingt durch herabgesetzte Funktionsfähigkeit der Samenanlage der sehr kurzen/sehr dichtährigen Formen. Die wenigen erhaltenen Kreuzungssamen waren nicht keimfähig. Es wurden deswegen 1963 zahlreiche Kreuzungen in beiden Richtungen durchgeführt, um genügend F_1-Material für den Versuch im folgenden Jahr zu bekommen.

Die colchizinierten glattgrannigen Formen waren steril, so daß es uns nicht gelang, tetraploide Elternformen zu erhalten. Bei den diploiden Kreuzungssamen hatte dagegen die Colchizinierung Erfolg, an ihrer Nachkommenschaft — der F_2-Generation — konnten die Untersuchungen durchgeführt werden.

Das Material für die endgültige Auswertung wurde Ende November 1963 ausgesät. Es umfaßte die Eltern, F_1-, F_2- und F_3-Selbstungsgenerationen bei den rauhgrannigen Formen und nur die F_2-Generation bei den glattgrannigen Formen. Da ein möglichst umfangreiches Versuchsmaterial zur statistischen Bearbeitung nötig schien, für das der Platz im Gewächshaus nicht ausreichte, wurde ein Teil der Versuche im Frühjahr 1964 im Freiland ausgepflanzt. Im Gewächshaus blieben nur die rauhgrannigen Eltern, F_1- und F_2-Generationen und ihre diploiden Formen, insgesamt 1443 tetraploide und 588 diploide Pflanzen. Den Rest des rauhgrannigen Materials, der 693 F_2- und 1463 F_3-Pflanzen sowie 59 Elternpflanzen umfaßte, und sämtliche glattgrannigen Formen mit 1644 F_3-Individuen pflanzten wir im Freiland aus.

Um festzustellen, ob durch die Polyploidisierung Meiosisstörungen hervorgerufen werden, wurden auch meiotische Untersuchungen vorgenommen. Zu diesem Zweck entnahmen wir von den F_2-Pflanzen im Stadium der Mikrosporogenese gut entwickelte Nebenähren und fixierten sie bei 60 °C in Carnoy. Zur Untersuchung wurde in Karminessigsäure gefärbt. Die Antheren wurden aus den Ähren herauspräpariert und Quetschpräparate angefertigt.

Die Trennung der Genotypen der F_2- und F_3-Generationen erfolgte nach der Methode von DAEVES und BECKEL (1958), die eine Auftrennung eines Mischkollektivs in seine Einzelkollektive ermöglicht. Die Voraussetzungen hierfür sind, daß jedes Einzelkollektiv der GAUSSschen Normalverteilung folgt und daß die Individuenzahl möglichst groß ist. Ist die Anzahl zu gering, so leidet die Zuverlässigkeit der Aussage durch die Diskontinuität des Kurvenverlaufes, die durch rein zufällige Abweichungen der einzelnen Klassenhäufigkeiten hervorgerufen wird (Näheres bei SEYFFERT 1959). Aus drucktechnischen Gründen werden vereinzelt die Tabellen, sonst nur die graphischen Darstellungen für die Aufteilung der Mischkollektive wiedergegeben.

Für die Gibberellinbehandlung wurden 120 Eltern- und F_2-Pflanzen diploider rauh- und glattgranniger Formen im Gewächshaus benutzt, die gleiche Anzahl diente als Kontrolle. Die Versuchspflanzen wurden mit einer vorbereiteten Gibberellinlösung (0,2 g Gibboe konz. der Firma Riedel-de Haën in 50 ccm Aqua dest. gelöst) in der Zeit zwischen dem 19. April und 9. Mai 1962 jeden zweiten Tag besprüht. Beim Ährenschieben stellten wir die Behandlung ein.

III. EXPERIMENTELLE ERGEBNISSE

1. Gibberellinbehandlung

Bei den mit Gibberellin behandelten Pflanzen wurden die Bestockung, die Länge der drei längsten Halme und die Länge sowie die Fertilität der Ähren der drei längsten Halme der diploiden rauhgrannigen und glattgrannigen Formen bestimmt.

Zur Behandlung wurden bei den rauhgrannigen Formen 26 Eltern- und 30 F_2-Pflanzen benutzt, bei den glattgrannigen Formen 28 Eltern- und 15 F_2-Pflanzen. Zur Kontrolle standen bei den rauhgrannigen Formen 26 Eltern- und

Tabelle 1

Wirkung von Gibberellin auf Eltern- und F_2-Pflanzen von rauhgrannigen diploiden Formen

Effect of gibberellin on parent and F_2 plants of rough-awned diploid forms

Behandelte Genotypen		n	Ährenlänge des längsten Halmes mm	Fertilität der Hauptähre %	Fertilität der zweiten und dritten Ähre %
sehr kurze/sehr dichte Eltern	Versuch	12	36,50 ± 0,58**	36,25 ± 4,40**	20,00 ± 4,13**
	Kontrolle	11	31,64 ± 0,59	56,82 ± 4,06	45,91 ± 4,41
F_2 sehr kurz/sehr dicht	Versuch	6	35,50 ± 1,06**	55,83 ± 8,20	15,00 ± 7,07**
	Kontrolle	13	31,31 ± 0,72	70,77 ± 3,14	61,15 ± 4,31
F_2 mitteldicht (heterozygot)	Versuch	11	43,45 ± 1,10*	90,45 ± 1,42	38,18 ± 4,43**
	Kontrolle	9	39,78 ± 0,76	89,44 ± 2,42	78,33 ± 3,99
F_2 sehr lang/sehr locker	Versuch	13	78,08 ± 1,76	89,23 ± 0,76	57,31 ± 5,39**
	Kontrolle	6	81,25 ± 4,78	91,33 ± 2,60	87,50 ± 3,82
sehr lange/sehr lockere Eltern	Versuch	14	77,14 ± 2,85	84,29 ± 4,38	58,93 ± 8,26
	Kontrolle	15	76,93 ± 1,74	92,73 ± 0,82	53,33 ± 4,54

* 1% ≤ P ≤ 5%; ** 0,1% ≤ P < 1%

Tabelle 2

Wirkung von Gibberellin auf Eltern- und F_2-Pflanzen von glattgrannigen diploiden Formen

Effect of gibberellin on parent and F_2 plants of smooth-awned diploid forms

Behandelte Genotypen		n	Ährenlänge des längsten Halmes mm	Fertilität der Hauptähre %	Fertilität der zweiten und dritten Ähre %
sehr kurze/sehr dichte Eltern	Versuch	13	33,62 ± 0,69*	26,54 ± 4,85**	7,31 ± 1,75*
	Kontrolle	15	31,47 ± 0,73	50,00 ± 4,95	18,00 ± 3,86
F_2 sehr kurz/sehr dicht	Versuch	4	33,00 ± 1,73	40,00 ± 12,25	5,00 ± 2,04
	Kontrolle	4	31,00 ± 1,00	42,50 ± 6,29	20,00 ± 11,36
F_2 mitteldicht (heterozygot)	Versuch	9	44,89 ± 0,87	88,89 ± 0,74	48,89 ± 8,73
	Kontrolle	3	44,33 ± 0,67	88,33 ± 1,67	40,00 ± 20,81
F_2 sehr lang/sehr locker	Versuch	2	85,00 ± 5,00	92,50 ± 2,50*	80,00 ± 0**
	Kontrolle	20	78,15 ± 1,26	84,00 ± 1,60	67,50 ± 3,15
sehr lange/sehr lockere Eltern	Versuch	15	81,40 ± 1,90	88,00 ± 1,27*	70,00 ± 2,24*
	Kontrolle	15	77,47 ± 1,45	84,33 ± 1,18	60,00 ± 3,31

* 1% P 5%; ** 0,1% P < 1%

28 F_2-Pflanzen, bei den glattgrannigen Formen 30 Eltern- und 27 F_2-Pflanzen zur Verfügung.

In der Bestockung konnten keine Unterschiede beobachtet werden, während in der Halmlänge zum Teil geringe Unterschiede zwischen Kontroll- und Versuchspflanzen festgestellt wurden, die aber nicht eindeutig waren. Dagegen zeigten sich bei den Werten für Ährenlänge und Fertilität einige Differenzen (Tab. 1 und 2). Die Prüfung der Differenzen erfolgte nach dem t-Test.

Bei den rauhgrannigen kurzen/sehr dichten Eltern hatte die Gibberellinbehandlung eine schwache Wirkung auf die Ährenlänge sowie auf die Fertilität. Diese wurde herabgesetzt, während die Ähren länger wurden.

In der F_2-Generation wirkte die Behandlung in der gleichen Richtung auf die kurzen/sehr dichten Genotypen. Bei den mitteldichten Typen war der Unterschied in der Ährenlänge zwischen den Kontroll- und Versuchspflanzen noch signifikant, die Fertilität des längsten Halmes entsprach der der Kontrolle, dagegen war die der zweiten und dritten Ähren bei den Versuchspflanzen auch reduziert. Bei den langen/lockeren Genotypen der F_2-Generation war die Fertilität der zweiten und dritten Ähren ebenfalls verringert. Bei den langen/lockeren Eltern war keine Wirkung der Gibberellinbehandlung festzustellen.

Auch bei den glattgrannigen Formen wurden nur geringe Wirkungen der Gibberellinbehandlung beobachtet:

Bei den kurzen/sehr dichten Eltern waren die Ähren bei den behandelten Pflanzen nur wenig länger als die der Kontrolle, die Fertilität war stärker reduziert. In der F_2-Generation war dagegen keine Gibberellinwirkung auf die kurzen/sehr dichten und mittleren Genotypen zu beobachten, während bei den langen/lockeren Genotypen der F_2 die Fertilität der behandelten Pflanzen erhöht war. Auch bei den langen/lockeren Eltern wurde ein leichter Unterschied in der Ährenlänge und Fertilität festgestellt.

Tabelle 3

Häufigkeit des Auftretens von Multivalenten in sieben verschiedenen F_1-Nachkommenschaften aus der Kreuzung $di^+di^+ \times di\,di$

Frequency of occurrence of multivalents in seven different F_1 progenies from the cross $di^+di^+ \times didi$

Nachkommenschaft Nr.	Mittelwerte und Mittlere Fehler		
	Univalente	Bivalente	Quadrivalente
71/3	2,0	12,00 ± 1,33	1,33 ± 0,51
70/1	0	7,60 ± 1,55	3,20 ± 0,60
71/4	2,0	7,60 ± 2,79	3,28 ± 0,99
71/7	0	10,80 ± 2,15	2,00 ± 0,75
75/2	0	10,53 ± 1,76	1,85 ± 0,77
77/1	2,28 ± 0,76	7,20 ± 1,42	3,13 ± 0,64
78/3	2,22 ± 0,66	8,40 ± 2,79	2,84 ± 0,99

2. Cytologische Untersuchungen

In der Meiosis des tetraploiden Materials waren keine Anomalien zu beobachten. Häufiger konnten wir Multivalentenbildung in der Metaphase I feststellen. Wie aus der Tabelle 3 hervorgeht, variierte die Zahl der Quadrivalente zwischen null und vier je Zelle, mit einem Maximum zwischen drei und vier, und die der Bivalente zwischen 5 und 14. Trivalente wurden nicht beobachtet. Bei den Bivalenten überwog die Ringbildung, bei den Quadrivalenten fanden wir mehr Viererringe als Viererketten. Der Anteil der Univalente war sehr gering (Tab. 3).

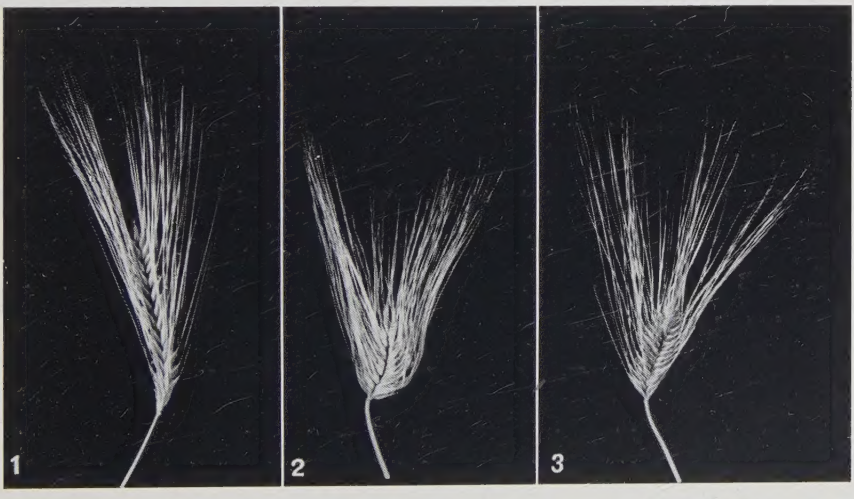


Abb. 1. Ährentypen der diploiden rauhgrannigen Ausgangsform di^+di^+ (1), der homozygoten Mutante *di di* (2) und der heterozygoten Mutante di^+di (3)

Ear types of the diploid rough-awned original form di^+di^+ (1), of the homozygous mutant *didi* (2) and of the heterozygous mutant di^+di (3)

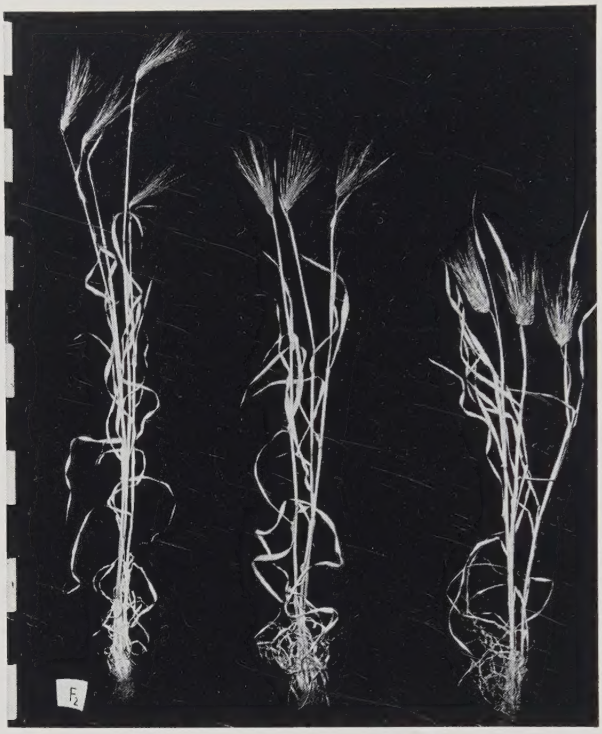


Abb. 2. Pflanzentypen der diploiden rauhgrannigen F_2-Generation (von links nach rechts): homozygot dominant (= Ausgangsform), heterozygot (= heterozygote Mutationsform) und homozygot rezessiv (= homozygote rezessive Mutationsform)

Plant types of the diploid rough-awned F_2 generation (from left to right): homozygous dominant (= original form), heterozygote (= heterozygous mutant form) and homozygous recessive (= homozygous mutant form)

3. Analyse der Spaltungen

A. Ergebnisse bei den diploiden Formen

Eine visuelle Bonitierung der diploiden rauhgrannigen F_2-Generation ließ, wie schon HOFFMANN (1961) feststellte, drei Typen erkennen (Abb. 1 und 2):

Typ 1: langhalmige, sehr lockerährige Pflanzen mit kleinen und schmalen Klappen, die wie die langen/lockerährigen Eltern aussehen.
Typ 2: mittellange und -dichte Typen, die der ursprünglichen Mutante und der F_1 gleichen.
Typ 3: kurzhalmige, sehr dichtährige Pflanzen, die den kurzen, sehr dichten Eltern entsprechen.

Diese drei verschiedenen Genotypen der F_2-Generation wurden in folgendem Verhältnis beobachtet:

106 Typ 1 : 215 Typ 2 : 118 Typ 3.

Die Spaltungszahlen stimmen mit einem Verhältnis von 1 : 2 : 1 gut überein ($\chi^2 = 0{,}799$, $P = 68\,\%$) und deuten auf eine monofaktorielle Vererbung mit unvollständiger Dominanz.

Betrachten wir jedoch die quantitative Variation der Ährendichte und Halmlänge im einzelnen, so fällt auf, daß die Ährendichte innerhalb jedes der drei Genotypen sehr viel weniger variiert als die Halmlänge.

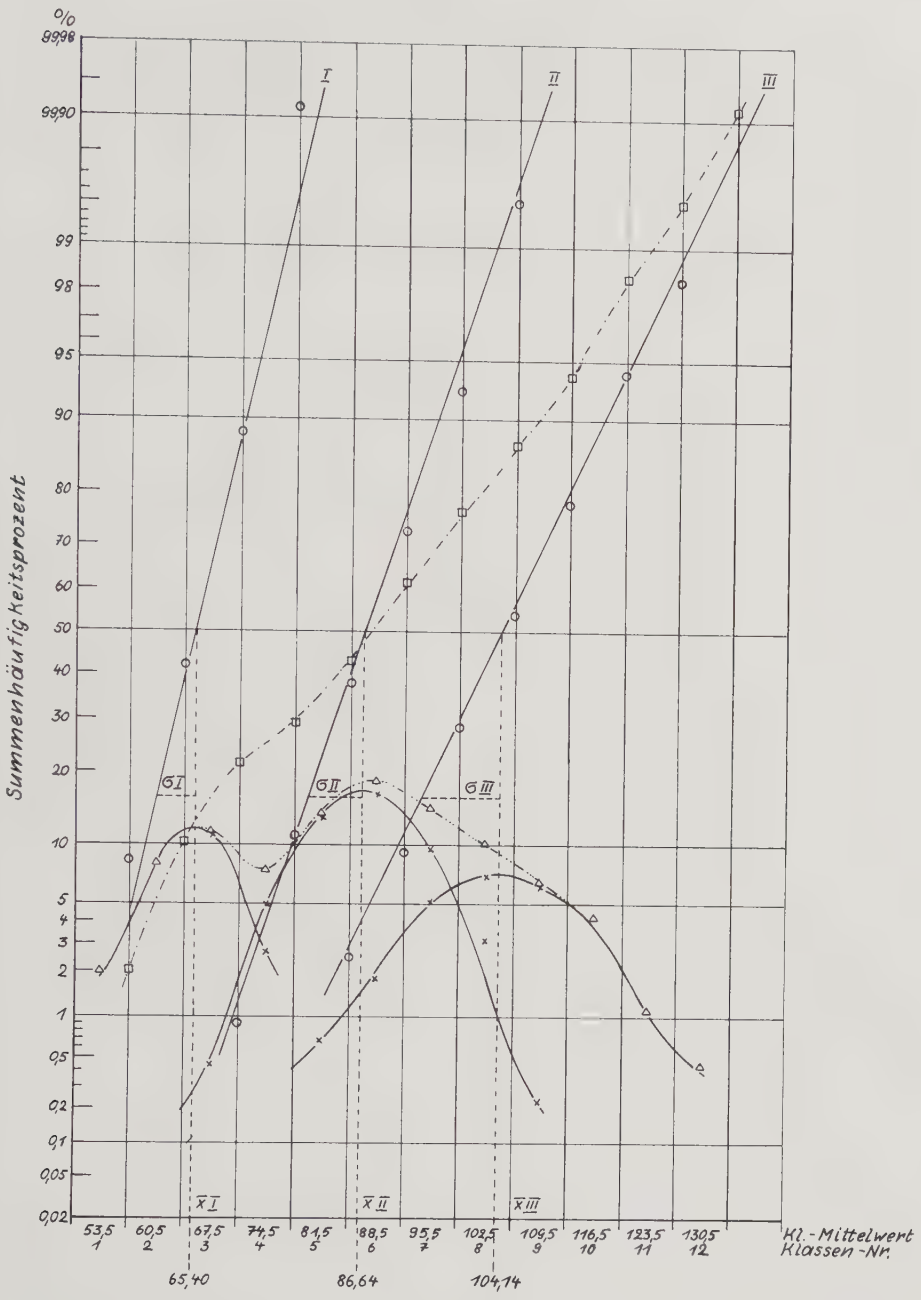


Abb. 3. Graphische Aufteilung des aus den Werten für Halmlänge erhaltenen Mischkollektivs von den diploiden rauhgrannigen F_2-Pflanzen. Δ—...—...—Δ Häufigkeits-Prozent-Kurve des Gesamtkollektivs; ×——×——× Häufigkeits-Prozent-Kurve der Einzelkollektive; □—.—.—□ Summen-Prozent-Kurve des Gesamtkollektivs; ○——○ Summen-Prozent-Kurve der Einzelkollektive

Graphical distribution of the mixed collection of the diploid rough-awned F_2 plants obtained from the values for straw length. Δ—...—...—Δ percentage frequency curve for the entire collection; ×——×——× percentage frequency curve of the individual collections; □—.—.—□ summated percentage curve for the entire collection; ○——○ summated percentage curve for the individual collections

Die Halmlänge der Einzelpflanzen schwankt, vermutlich durch Umweltbedingungen verursacht, stärker, so daß genaue Zuordnung der Einzelpflanzen zu einer bestimmten Klasse auf Grund der Halmlänge nicht ganz sicher ist. Es war daher für eine zuverlässige Klassifizierung der verschiedenen Genotypen der F_2-Generation erforderlich, die Methode der Kurvenzerlegung von DAEVES und BECKEL (1958) anzuwenden.

Zunächst wurden die Pflanzen der diploiden F_2-Generation nach den Merkmalen Ährendichte und Halmlänge getrennt. Die Meßwerte der Halmlänge variierten zwischen 53,5 bis 130,5 cm, die Werte für die Ährendichte zwischen 8,5 bis 36,0. Sie wurden in Klassen, die jeweils 7,0 cm bei der Halmlänge bzw. 2,5 Einheiten bei der Ährendichte umfaßten, zusammengefaßt und ihre prozentualen Häufigkeiten in das Wahrscheinlichkeitspapier eingetragen. Für die entsprechenden Summenhäufigkeitsprozente wurden die Häufigkeitsprozente stufenweise aufaddiert und aufgetragen (Abb. 3).

In der Abbildung 3 sind die Aufteilungen für das Merkmal Halmlänge graphisch dargestellt. Die Gesamtverteilungskurven der F_2-Generation lassen auf

Tabelle 4

Zerlegung des in Abbildung 5 dargestellten Mischkollektivs
Analysis of the mixed collection represented in figure 5

Nr.	Klassen Mittelwert	Häufigkeiten Anzahl	Summe	Häufigkeiten %	Summen %	Kollektiv I Häufigkeiten %	Kollektiv I Summen %	Kollektiv II Häufigkeiten %	Kollektiv II Summen %	Kollektiv III Häufigkeiten %	Kollektiv III Summen %
1	53,5	9		2,05		2,05					
			9		2,05		8,488				
2	60,5	36		8,20		8,20					
			45		10,25		42,442				
3	67,5	51		11,62		11,17		0,45			
			96		21,87		88,694		0,927		
4	74,5	34		7,74		2,73		5,01			
			130		29,61		99,998		11,248		
5	81,5	61		13,90				13,22		0,68	
			191		43,51				38,483		2,489
6	88,5	82		18,68				16,86		1,82	
			273		62,19				73,217		9,153
7	95,5	65		14,81				9,57		5,24	
			338		77,00				92,932		28,340
8	102,5	45		10,25				3,20		7,05	
			383		87,25				99,524		54,154
9	109,5	30		6,83				0,23		6,60	
			413		94,08				99,997		78,320
10	116,5	19		4,33						4,33	
			432		98,41						94,174
11	123,5	5		1,14						1,14	
			437		99,55						98,348
12	130,5	2		0,45						0,45	
			439		99,999						99,995
						24,15		48,54		27,31	

Grund der drei Minima vermuten, daß es sich hier um drei Teilkollektive handelt, die nach der graphischen Kurvenzerlegung auch tatsächlich gefunden werden.

Wir erhalten drei Hyperbeln, deren Normalverteilung sich an Hand des Kurvenverlaufes der Summenprozentlinien leicht prüfen läßt. Für das Merkmal Ährendichte konnten wir feststellen, daß die Pflanzenzahl in den drei Gruppen in einem Verhältnis von 26,53 : 49,09 : 24,38 % vorlag. Die Mittelwerte wurden graphisch festgelegt: $\bar{x} = 11{,}00 \pm 0{,}069$ für das Kollektiv I, $\bar{x} = 15{,}50 \pm 0{,}073$ für das Kollektiv II und schließlich $\bar{x} = 31{,}25 \pm 0{,}193$ für das Kollektiv III. Die Unterschiede zwischen den beiden benachbarten Mittelwerten sind jeweils hoch signifikant ($P < 0{,}01$ %).

Nach der Kurvenzerlegung für das Merkmal Halmlänge erhalten wir ein Verhältnis von 24,15 : 48,54 : 27,31 % mit folgenden Mittelwerten: $\bar{x} = 65{,}40 \pm 0{,}475$ für das Kollektiv I, $\bar{x} = 86{,}64 \pm 0{,}463$ für das Kollektiv II und $\bar{x} = 104{,}14 \pm 0{,}916$ für das Kollektiv III. Die Differenzen zwischen den jeweils benachbarten Mittelwerten sind hoch signifikant mit $P < 0{,}01$ %. Die Abweichungen der beiden Spaltungsergebnisse liegen mit P-Werten von 80 und 53 % im Zufallsbereich (Tab. 4).

Die Heterogenitätsprüfung der nach Halmlängen, Ährendichte und visuellen Bonitierung erhaltenen Spaltungsergebnisse ergab einen P-Wert von 76 %, die Unterschiede zwischen den Ergebnissen sind also nicht signifikant (Tab. 5).

Auffallend ist, daß sich auch nach graphischer Auftrennung bei der Halmlänge die Verteilungskurven ziemlich stark überschneiden, während bei der Aufteilung der einzelnen Genotypen nach der Ährendichte eine eindeutige Trennung der drei Genotypen festzustellen ist. Das bestätigt, daß die Variabilität der Halmlänge bei den einzelnen Genotypen stärker ist als die der Ährendichte.

Die Unterschiede in der Ausbildung der Glumae werden später behandelt.

B. Ergebnisse bei den tetraploiden rauhgrannigen Formen

a) Anwendung der Diskriminanzanalyse

Bei den diploiden Pflanzen beobachteten wir unvollständige Dominanz des Faktors *densiibericum*, d. h. die drei Genotypen waren phänotypisch zu unter-

Tabelle 5

Heterogenitätstest der diploiden F_2-Pflanzen

Heterogeneity test of the diploid F_2 plants

	Pflanzenzahl				χ^2	P %
	di di	di+di	di +di+	Summe		
Nach der visuellen Bonitierung	118	215	106	439	0,799	68
Nach Kurvenzerlegung für das Merkmal Ährendichte	116	216	107	439	0,449	80
Nach Kurvenzerlegung für das Merkmal Halmlänge	106	213	120	439	1,276	53
Summe	340	644	333	1317	0,711	70

	F.G.	χ^2	P %
Abweichung	2	0,711	70
Heterogenität	4	1,813	76
Gesamt	6	2,524	86

scheiden. Es soll nun geprüft werden, ob auch bei den tetraploiden Pflanzen alle Genotypen zu unterscheiden sind.

Bei unvollständiger Dominanz eines Merkmals erwarten wir in der F_2 die fünf verschiedenen Genotypen im Verhältnis 1 Nulliplextyp : 8 Simplextypen : 18 Duplextypen : 8 Triplextypen : 1 Quadruplextyp, d. h. es gibt gegenüber den Diploiden zwei weitere Heterozygoten, die in ihrer Merkmalsausprägung jeweils zwischen einem Elter und der F_1 liegen. Dadurch wird voraussichtlich der Unterschied zwischen den Genotypen verringert. Um einen Überblick über die Häufigkeitsverteilung der Meßwerte für Halmlänge und Ährendichte zu erhalten, wurden die Werte als Treppenpolygone dargestellt. Diese ließen erkennen, daß es keine scharfen Grenzen zwischen den Genotypen gibt, vielmehr zeigten sie eine kontinuierliche Variation. Es wurde nun versucht, die Trennung der verschiedenen Genotypen nach der graphischen Methode von DAEVES und BECKEL (1958) durchzuführen. Dabei zeigte es sich jedoch, daß die Unterschiede zwischen den einzelnen Genotypen zu gering waren: die Kurven überlagerten sich so stark, daß eine exakte Trennung weder für das Merkmal Halmlänge noch für das Merkmal Ährendichte möglich war.

Da jedoch bei beiden Merkmalen die gleiche Tendenz der Meßwerte festzustellen war, wurden sie mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zu einem Gesamtmaß umgeformt und geprüft, ob mit den auf diese Weise erhaltenen Werten eine Aufteilung der Genotypen möglich ist. Die Wirksamkeit der Trennfunktion hängt dabei einmal ab von der Anzahl der Einzelmaße, die mit einbezogen werden, und zum anderen von den Beziehungen der Einzelmaße untereinander. Wir hielten uns dabei an die bei ERNST WEBER (1957) angegebene Methode.

Die Nachkommenschaften der Triplex- und Simplexeltern lassen 1 : 2 : 1-Spaltungsverhältnisse erwarten, sind also leichter als die der Duplexeltern zu analysieren. Daher sollen ihre Trennfunktionen vor denjenigen der Duplexeltern abgeleitet und berechnet werden.

Zuerst berechnen wir die Diskriminanzfunktion zwischen den sehr kurzen/sehr dichten Eltern (= Nulliplextyp) und den F_1-Pflanzen (= Duplextyp) für die Funktion der Simplexnachkommenschaft. Dazu müssen für die Halmlänge und Ährendichte die konstanten Koeffizienten b_1 und b_2 bestimmt werden (Ableitungen der Formeln bei ERNST WEBER 1957):

$$\left.\begin{aligned} b_1 q_{11} + b_2 q_{12} &= d_1 \\ b_1 q_{12} + b_2 q_{22} &= d_2 \end{aligned}\right\} \qquad (1)$$

In (1) bedeuten d_1 und d_2 die Differenz der Mittelwerte von Halmlänge und Ährendichte zwischen beiden Gruppen (= Genotypen), q_{11} und q_{22} die Summen der Abweichungsquadrate (SQ) und q_{12} die Summe der Abweichungsprodukte (SP). Diese werden nach folgenden Formeln berechnet:

$$\left.\begin{aligned} q_{11} &= \Sigma x^2_{1B} + \Sigma x^2_{1C} - \left[\frac{(\Sigma x_{1B})^2}{N_B} + \frac{(\Sigma x_{1C})^2}{N_C}\right]; \\ q_{22} &= \Sigma x^2_{2B} + \Sigma x^2_{2C} - \left[\frac{(\Sigma x_{2B})^2}{N_B} + \frac{(\Sigma x_{2C})^2}{N_C}\right]; \\ q_{12} &= \Sigma x_{1B} x_{2B} + \Sigma x_{1C} x_{2C} - \frac{\Sigma x_{1B} \Sigma x_{2B}}{N_B} - \frac{\Sigma x_{1C} \Sigma x_{2C}}{N_C}; \end{aligned}\right\} \qquad (2)$$

Mit B wird hier der kurze/sehr dichte Elter, mit 1 das Merkmal Halmlänge und mit 2 das Merkmal Ährendichte bezeichnet; $\bar{x}_{1B}$ ist der Mittelwert der Halmlänge, $\bar{x}_{2B}$ der Mittelwert der Ährendichte. Entsprechend werden mit C die F_1-Pflanzen, mit $\bar{x}_{1C}$ der Mittelwert der Halmlänge und mit $\bar{x}_{2C}$ der Mittelwert der Ährendichte symbolisiert (Tab. 6).

Wenn wir die in der Tabelle 6 angegebenen Werte in die Gleichungen (2) einsetzen, erhalten wir die Werte für q_{11}, q_{12} und q_{22}:

$$q_{11} = 5195{,}84,\ q_{12} = 5{,}36,\ q_{22} = 72{,}61.$$

Durch Einsetzen der vorliegenden Werte von q und d in das Gleichungssystem (1) kann man die Werte für b_1 und b_2 errechnen:

$$b_1 = 0{,}0034 \text{ und } b_2 = 0{,}0572.$$

Mit Hilfe dieser Werte kommen wir zur Diskriminanzfunktion, die nach der Formel

$$X_{BC} = b_1x_1 + b_2x_2 \qquad (3)$$

berechnet werden kann; x_1 und x_2 sind jeweils die gemessenen Werte für die Merkmale 1 und 2. In unserem Fall erhalten wir folgende Diskriminanzfunktion zwischen den sehr kurzen/sehr dichten Eltern und den F_1-Pflanzen, die die Trennfunktion für die Simplexnachkommenschaft darstellt:

$$X_{BC} = +\,0{,}0034\ x_1 + 0{,}0572\ x_2 = X_{BC} = x_1 + 16{,}8235\ x_2.$$

Die Diskriminanzfunktion der Triplexnachkommenschaft läßt sich leicht aufstellen, da sie ähnlich der der Simplexnachkommenschaftsfunktion berechnet werden kann. Hierzu benutzen wir die Meßwerte der sehr langen/sehr lockeren Eltern (= Quadruplextypen) und der F_1 (= Duplextypen). Die für die Trennfunktion notwendigen Werte werden nach Formel (2) berechnet, indem statt B jeweils A gesetzt wird, wobei A den langen/sehr lockeren Elter (= Quadruplextyp) bezeichnet, der durch die in der Tabelle 6 angegebenen Werte gekennzeichnet ist, wobei $\bar{x}_{1A}$ der Mittelwert der Halmlänge und $\bar{x}_{2A}$ der Mittelwert der Ährendichte ist.

Diese Werte in die Gleichung (2) eingesetzt, ergeben folgende Werte für q_{11}, q_{22} und q_{12}:

$$q_{11} = 4620{,}530;\quad q_{22} = 544{,}152;\quad q_{12} = 75{,}270.$$

Wenn wir diese Werte in die Gleichung (1) einsetzen, erhalten wir:

$$b_1 = 0{,}0050 \text{ und } b_2 = 0{,}0417.$$

Die Diskriminanzfunktion der Triplexnachkommenschaft lautet:

$$X_{AC} = +\,0{,}005\ x_1 + 0{,}0417\ x_2 = X_{AC} = x_1 + 8{,}34\ x_2.$$

Für die Trennung der Genotypen der Duplexnachkommenschaft benötigen wir die Diskriminanzfunktion zwischen mehr als zwei Gesamtheiten, da wir hier von den Meßwerten der beiden Eltern und der F_1 ausgehen müssen. Das Ver-

Tabelle 6 Halmlänge und Ährendichte
Straw length and ear density

	Mittelwerte		Differenz
	Halmlänge	Ährendichte	
Simplex	$\bar{x}_{1B} = 64{,}600$	$\bar{x}_{2B} = 11{,}647$	$d_{1BC} = 18{,}450$
	$\bar{x}_{1C} = 83{,}054$	$\bar{x}_{2C} = 15{,}825$	$d_{2BC} = 4{,}178$
Triplex	$\bar{x}_{1A} = 109{,}303$	$\bar{x}_{2A} = 38{,}116$	$d_{1AC} = 26{,}249$
			$d_{2AC} = 22{,}291$

fahren der Diskriminanzanalyse für zwei Gesamtheiten kann ohne weiteres für mehrere Gesamtheiten verwendet und nach verschiedenen Richtungen hin abgewandelt werden. Wichtig ist, daß das Verhältnis der Streuungen zwischen den Gesamtheiten möglichst groß wird.

Hier müssen wir nach ERNST WEBER (1957) von folgendem Gleichungssystem zur Bestimmung der b_1 und b_2 ausgehen:

$$\left.\begin{aligned} F(b_1 s_{11} + b_2 s_{12}) - b_1 z_{12} + b_2 z_{22} \\ F(b_1 s_{12} + b_2 s_{22}) \quad b_1 z_{11} + b_2 z_{12} \end{aligned}\right\} \qquad (4)$$

wobei F das Varianzverhältnis der Streuung zwischen den Gesamtheiten zur Streuung innerhalb der Gesamtheiten darstellt.

Die s_{11}, s_{22}, s_{12} und z_{11}, z_{22}, z_{12} lassen sich aus den Einzelmeßergebnissen der Gesamtheiten A, B und C wie folgt errechnen, wobei mit p die Zahl der Merkmale (hier 2) und mit N_K die Zahl der Gesamtheiten (hier 3) bezeichnet wird. N_A, N_B und N_C sind die Pflanzenzahlen der verschiedenen Genotypen, A, B, C. Die übrige Symbolik entspricht der der Gleichung (2):

$$\left.\begin{aligned} s_{11} &= \frac{1}{(N_A-1)+(N_B-1)+(N_C-1)-p+1} \cdot \\ &\left\{\Sigma x^2_{1A} + \Sigma x^2_{1B} + \Sigma x^2_{1C} - \left[\frac{(\Sigma x_{1A})^2}{N_A} + \frac{(\Sigma x_{1B})^2}{N_B} + \frac{(\Sigma x_{1C})^2}{N_C}\right]\right\}; \\ s_{12} &= \frac{1}{(N_A-1)+(N_B-1)+(N_C-1)-p+1} \cdot \\ &\left\{\Sigma x_{1A}x_{2A} + \Sigma x_{1B}x_{2B} + \Sigma x_{1C}x_{2C} - \left(\frac{\Sigma x_{1A}\Sigma x_{2A}}{N_A} + \frac{\Sigma x_{1B}\Sigma x_{2B}}{N_B} + \frac{\Sigma x_{1C}\Sigma x_{2C}}{N_C}\right)\right\}; \\ z_{11} &= \frac{1}{N_A(N_K+p-2)+N_B(N_K+p-2)+N_C(N_K+p-2)} \cdot \\ &\{N_K[(\Sigma x_{1A})^2 + (\Sigma x_{1B})^2 + (\Sigma x_{1C})^2] - (\Sigma x_{1A} + \Sigma x_{1B} + \Sigma x_{1C})^2\} \\ z_{12} &= \frac{1}{N_A(N_K+p-2)+N_B(N_K+p-2)+N_C(N_K+p-2)} \cdot \\ &\{N_K(\Sigma x_{1A}\Sigma x_{2A} + \Sigma x_{1B}\Sigma x_{2B} + \Sigma x_{1C}\Sigma x_{2C}) - (\Sigma x_{1A} + \Sigma x_{1B} + \Sigma x_{1C}) \\ &(\Sigma x_{2A} + \Sigma x_{2B} + \Sigma x_{2C})\} \end{aligned}\right\} \qquad (5)$$

Obgleich es nur auf das Verhältnis der b_1 und b_2 zueinander ankommt, können in (4) nicht, wie bei zwei Gesamtheiten, die in allen Gleichungen konstanten Faktoren weggelassen werden, da zur Lösung dieses Gleichungssystems der Faktor F erforderlich ist. Die Höhe des

beim Triplex- und Simplextyp
in the triplex and simplex types

Tabelle 6

Quadratsummen			
Halmlänge	Ährendichte	Produktsummen	
$\Sigma(x_{1B})^2 = 85237{,}92$ $\Sigma(x_{1C})^2 = 382814{,}28$	$\Sigma(x_{2B})^2 = 2736{,}30$ $\Sigma(x_{2C})^2 = 13823{,}74$	$\Sigma x_{1B}x_{2B} = 15177{,}705$ $\Sigma x_{1C}x_{2C} = 72166{,}009$	Simplex
$\Sigma(x_{1A})^2 = 335722{,}99$	$\Sigma(x_{2A})^2 = 41176{,}074$	$\Sigma x_{1A}x_{2A} = 116856{,}657$	Triplex

F-Faktors zeigt an, ob überhaupt signifikante Unterschiede zwischen den Gesamtmaßen der Sorten vorliegen. Am einfachsten ist es, den Wert F aus folgender Gleichung zu bestimmen: b wird gleich 1 gesetzt, und man erhält aus (4):

$$\begin{cases} F\,(s_{11} + b_2 s_{12}) = z_{11} + b_2 z_{12} \\ F\,(s_{12} + b_2 s_{22}) = z_{12} + b_2 z_{22} \end{cases} \text{ oder} \qquad (4a)$$

$$F\,s_{11} + b_2\,(F\,s_{12} - z_{12}) = z_{11} \qquad (4a_1)$$

$$F\,s_{12} + b_2\,(F\,s_{22} - z_{22}) = z_{12}. \qquad (4a_2)$$

Aus den Meßwerten der beiden Eltern und der F_1 erhalten wir nach den angegebenen Formeln die entsprechenden Werte für:

$$s_{11} = 64{,}600 \qquad z_{11} = 52208{,}17$$
$$s_{22} = 5{,}730 \qquad z_{22} = 3693{,}29$$
$$s_{12} = 2{,}068 \qquad z_{12} = 10572{,}94$$

Für die Lösung des Gleichungssystems (4a) muß zunächst F bestimmt werden, in dem wir die Werte s_{11}, s_{12}, s_{22} und z_{11}, z_{22} und z_{12} in ($4a_1$) einsetzen. Wir erhalten zwei F-Werte: F = 191,045 und F = 1159,055. Diese Werte in die Gleichung ($4a_2$) eingesetzt, ergeben folgende Werte für b_2: Für F = 191,045 errechnen wir $b_2 = -3{,}916$ mit einem Fehler von 2,5 und für F = 1159,055 erhalten wir $b_2 = +2{,}772$ mit einem Fehler von 0,69. Es ist jeweils der F-Wert der richtige, bei dem der Fehler kleiner ist. Dementsprechend wird für die weitere Berechnung der Wert $b_2 = +2{,}772$ benutzt. So erhalten wir die Diskriminanzfunktion für die Quadruplex-, Duplex- und Nulliplexpflanzen, mit deren Hilfe die Analyse der Duplexnachkommenschaft durchgeführt werden kann:

$$X_{ABC} = x_1 + 2{,}772\,x_2.$$

b) Spaltungsergebnisse der F_2-Generation

Zur Untersuchung der Gendosiswirkung des Faktors *densiibericum* standen sowohl rauh- als auch glattgrannige tetraploide Formen zur Verfügung. Die Frage, ob die Ergebnisse beider Formen zusammengefaßt werden können, wurde an Hand der Meßwerte der beiden Gruppen mit dem t-Test geprüft. Dabei zeigte es sich, daß Unterschiede vorhanden sind (t = 3, P = 0,001 %) und daß die F_2-Generationen getrennt ausgewertet werden müssen.

Abb. 4. Einzelähren der fünf verschiedenen Genotypen in der F_2 der tetraploiden rauhgrannigen Formen (von links nach rechts): Quadruplex-, Triplex-, Duplex-, Simplex- und Nulliplextyp

Individual ears of the five different genotypes in the F_2 of the tetraploid rough-awned forms (from left to right): quadriplex, triplex, duplex, simplex and nulliplex type

Bei unvollständiger Dominanz erwartet man bei den diploiden Pflanzen in der F_2 eine Spaltung in 1 homozygoten rezessiven sehr kurzen/sehr dichten Typ : 2 heterozygote mittlere Typen : 1 homozygoten dominanten Typ, während bei den tetraploiden Formen ein Spaltungsverhältnis von 1 sehr kurzen/sehr dichten

Abb. 5. Pflanzentypen, die in der F_2-Generation auftraten (von links nach rechts): Quadruplex-, Triplex-, Duplex-, Simplex- und Nulliplextyp

Plant types that occurred in the F_2 generation (from left to right): quadriplex, triplex, duplex, simplex and nulliplex type

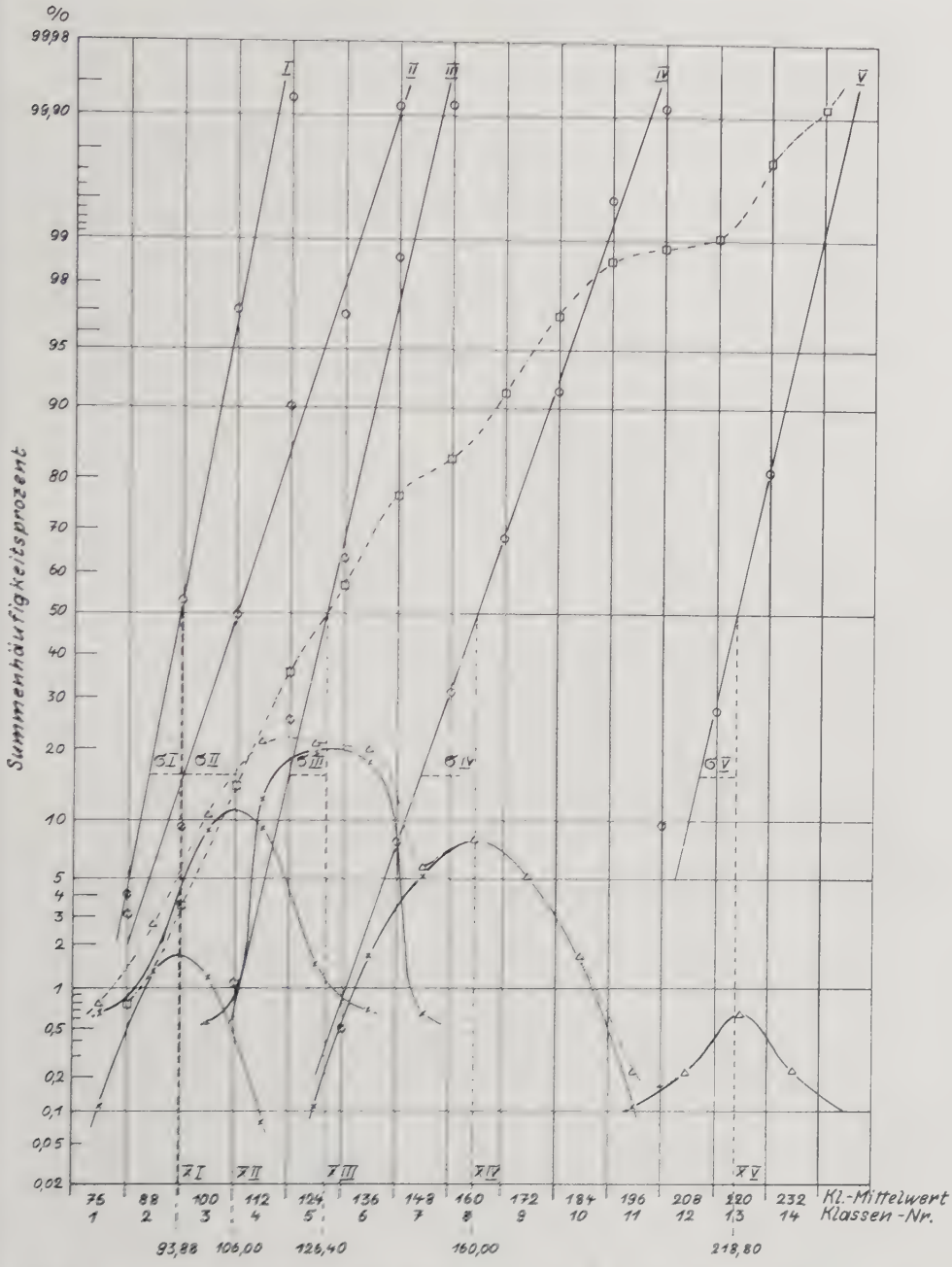


Abb. 6. Graphische Aufteilung des Mischkollektivs der mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zusammengefaßten Werte für Halmlänge und Ährendichte der F_2-Generation (Gewächshausversuche) rauhgranniger Gerste

Graphical distribution for the mixed collection of the values for straw length and ear density of the F_2 generation of rough-awned barley (greenhouse experiments) obtained by discriminant analysis

(= Nulliplextyp) : 8 kurzen dichten (Simplextyp) : 18 mittellangen mitteldichten (= Duplextyp) : 8 langen lockeren (= Triplextyp) : 1 sehr langen sehr lockeren Typ (= Quadruplextyp) zu erwarten ist.

Für die Analyse der Duplexspaltungen setzten wir die Meßwerte aller Pflanzen der F_2-Generation in die Diskriminanzfunktion $X_{ABC} = x_1 - 2{,}772\ x_2$ ein. Die auf diese Weise erhaltenen Werte zeigten eine kontinuierliche Variation. Um eine bessere Trennung der Genotypen zu erhalten, wurde anschließend die graphische Methode von DAEVES und BECKEL (1958) angewandt.

Für die Untersuchung standen sieben Nachkommenschaften mit 881 Pflanzen zur Verfügung, die im Gewächshaus aufgewachsen waren.

Mit der Aufteilung der Nachkommenschaft der F_1 nach der graphischen Methode lassen sich, wie Abbildung 6 zeigt, fünf Klassen voneinander unterscheiden, deren Häufigkeiten aus der Tabelle 7 zu ersehen sind. Die Abweichung der gefundenen Werte vom erwarteten Verhältnis 1 : 8 : 18 : 8 : 1 ist nicht signifikant ($\chi^2 = 7{,}677$ und $P = 10\,\%$).

Für die verschiedenen Klassen wurden die in Tabelle 7 angegebenen Mittelwerte festgestellt, bei denen es sich jedoch nicht um Meßwerte, sondern um die mit der Diskriminanzfunktion errechneten Werte handelt. Die Differenz zwischen den Mittelwerten der benachbarten Gruppen ist jeweils hoch signifikant ($P < 0{,}001\,\%$).

Die Analyse der F_2-Generation (Abb. 7), die im Freiland aufgezogen worden war und 652 Pflanzen umfaßte, ließ ebenfalls fünf Klassen erkennen (Tab. 7). Die Abweichung der Gesamtspaltung von dem erwarteten Verhältnis 1 : 8 : 18 : 8 : 1 erwies sich mit $P = 58\,\%$ gleichfalls als nicht signifikant (Tab. 8). Dagegen zeigten wiederum die Differenzen zwischen den Mittelwerten der benachbarten Klassen hohe Signifikanz ($P < 0{,}001\,\%$).

Ein Vergleich zwischen den Ergebnissen, die an den im Gewächshaus und im Freiland aufgezogenen Pflanzen gewonnen waren, zeigte, daß der Freilandversuch insgesamt eindeutigere Resultate gebracht hat. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß im Gewächshaus während der Vegetationsperiode zeitweise

Tabelle 7

Nach graphischer Aufteilung des F_2-Mischkollektivs ermittelte Spaltungsverhältnisse der Tetraploiden

Segregation ratios of the tetraploids determined from the graphical distribution of the F_2 mixed collection

	Gewächshaus		Freiland	
	gefundene Spaltung %	$\bar{x}$	gefundene Spaltung %	$\bar{x}$
Nulliplex (sehr kurz/sehr dicht)	2,75	93,88 ± 1,442	3,75	77,10 ± 0,971
Simplex (kurz/dicht)	22,34	106,00 ± 0,798	22,35	91,20 ± 0,678
Duplex (mittlere)	51,42	126,40 ± 0,394	49,60	102,60 ± 0,489
Triplex (lang/locker)	22,23	160,00 ± 0,878	21,25	133,60 ± 0,916
Quadruplex (sehr lang/sehr locker)	1,26	218,80 ± 2,522	3,05	177,60 ± 1,617

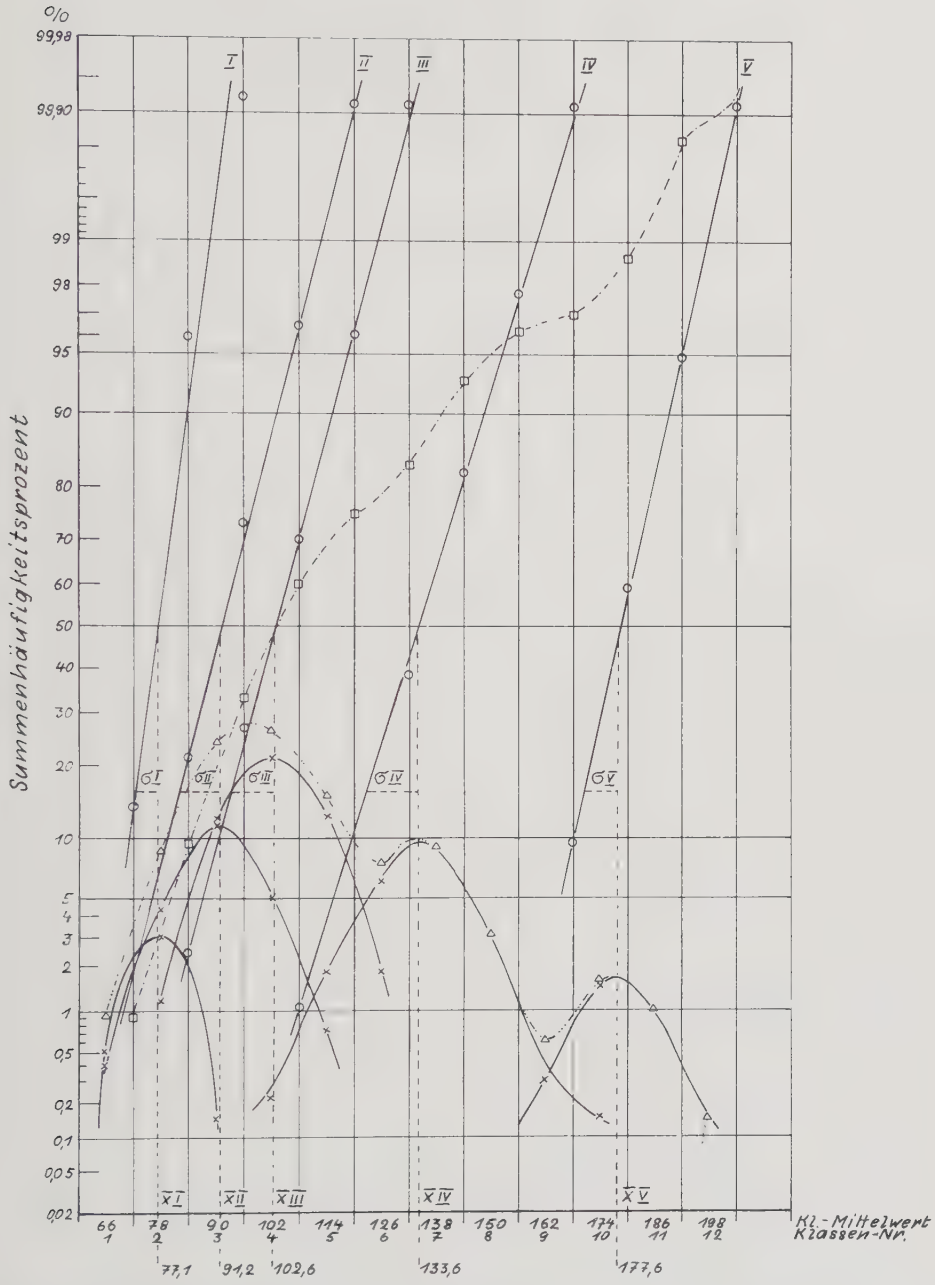


Abb. 7. Graphische Aufteilung des Mischkollektivs der mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zusammengefaßten Werte für Halmlänge und Ährendichte der F_2-Generation rauhgranniger Gerste

Graphical distribution for the mixed collection of the values for straw length and ear density of the F_2 generation of rough-awned barley obtained by discriminant analysis

sehr hohe Temperaturen herrschten, die ein starkes Längenwachstum der Pflanzen hervorriefen und dadurch die genetischen Unterschiede zum Teil verwischten.

Tabelle 8

Zerlegung des in Abbildung 7 dargestellten Mischkollektivs

Analysis of the mixed collection represented in figure 7

Nr.	Klassen Mittelwert	Häufigkeiten Anzahl	Summe	Häufigkeiten %	Summen %	Kollektiv I Häufigkeiten %	Summen %	Kollektiv II Häufigkeiten %	Summen %	Kollektiv III Häufigkeiten %	Summen %	Kollektiv IV Häufigkeiten %	Summen %	Kollektiv V Häufigkeiten %	Summen %
1	66	6		0,92		0,52		0,40							
			6		0,92		13,866		1,789						
2	78	57		8,74		3,08		4,46		1,20					
			63		9,66		95,999		21,744		2,419				
3	90	158		24,24		0,15		11,66		12,43					
			221		33,90		99,999		73,914		27,479				
4	102	173		26,54				5,06		21,25		0,23			
			394		60,44				96,553		70,321		1,082		
5	114	101		15,49				0,77		12,88		1,84			
			495		75,93				99,998		96,288		9,740		
6	126	52		7,98						1,84		6,14			
			547		83,91						99,997		38,634		
7	138	61		9,36								9,36			
			608		93,27								82,681		
8	150	21		3,22								3,22			
			629		96,49								97,833		
9	162	4		0,61								0,31		0,30	
			633		97,10								99,291		9,836
10	174	11		1,68								0,15		1,53	
			644		98,78								99,996		59,999
11	186	7		1,07										1,07	
			651		99,85										95,080
12	198	1		0,15										0,15	
			652		99,999										99,998
						3,75		22,35		49,60		21,25		3,05	

c) Spaltungsergebnisse der F_3-Generation

Die in der F_2-Generation vorhandenen Simplex-, Duplex- und Triplexgenotypen geben verschiedene Aufspaltungen in der F_3-Generation.

Spaltungsergebnisse der Duplexnachkommenschaft. Insgesamt standen hier 24 Nachkommenschaften mit 640 Pflanzen zur Verfügung. Die Meßwerte für Halmlänge und Ährendichte von den Nachkommen der Duplexpflanzen wurden mit der gleichen Diskriminanzfunktion wie die der F_2-Generation verrechnet. Die graphische Aufteilung der erhaltenen Werte zeigte fünf Klassen mit einer Verteilungshäufigkeit von 3,44 % : 22,03 % : 52,65 % : 19,85 % : 2,03 %. Die Abweichung des beobachteten Spaltungsverhältnisses vom Idealverhältnis 1 : 8 : 18 : 8 : 1 liegt mit einem P = 30 % im Zufallsbereich. Die

Unterschiede zwischen den Mittelwerten der benachbarten Klassen sind hoch signifikant (Abb. 8).

$$\left.\begin{array}{ll} \bar{x}_{\text{Nulliplex}} & = 79{,}00 \pm 0{,}852 \\ \bar{x}_{\text{Simplex}} & = 91{,}00 \pm 0{,}741 \\ \bar{x}_{\text{Duplex}} & = 103{,}80 \pm 0{,}392 \\ \bar{x}_{\text{Triplex}} & = 134{,}50 \pm 0{,}887 \\ \bar{x}_{\text{Quadruplex}} & = 189{,}40 \pm 3{,}083 \end{array}\right\} \; P < 0{,}001\,\%$$

Spaltungsergebnisse der Triplexnachkommenschaft. Die errechnete Diskriminanzfunktion $X_{AC} = x_1 + 8{,}34\ x_2$ diente zur Trennung der Genotypen in der Triplexnachkommenschaft. Nach dem gleichen Verfahren wie bei der F_2-Generation wurden hier auch sämtliche Meßwerte der einzelnen Pflanzen in die Funktion eingesetzt und die Genotypen nach der graphischen Methode aufgeteilt.

Insgesamt standen neun Nachkommenschaften mit 361 Pflanzen zur Verfügung.

Abgesehen von einigen Ausnahmepflanzen, auf die später eingegangen werden soll, brachten die Triplexelternpflanzen Nachkommenschaften, deren Individuen in drei Gruppen eingeordnet werden können: in die erste Gruppe gehören alle Pflanzen mit dem gleichen Phänotyp wie der dominante sehr lange/sehr lockere Elter; die zweite Gruppe umfaßt alle in ihrer Ährendichte den Elternpflanzen entsprechenden Pflanzen und alle Pflanzen der dritten Gruppe, die kurzhalmiger und dichter als die Elternpflanzen sind; sie sehen den F_1-Pflanzen ähnlich.

Die Kurven der einzelnen Genotypen zeigten nach Anwendung der Diskriminanzanalyse eine normale Verteilung, und es ließ sich eine scharfe Trennung der Genotypen durchführen, besonders zwischen den homozygoten sehr langen/sehr lockeren Typen und den den Triplexelternpflanzen ähnlich sehenden (Abb. 9). Die mitgeteilten Spaltungsergebnisse von 25,76 : 50,47 : 23,79 lassen ein Verhältnis von 1 : 2 : 1 vermuten. Die Abweichungen der Spaltungszahlen von diesem Verhältnis liegen innerhalb des Zufallsbereichs mit $P = 86\,\%$. Die Differenzen zwischen den Mittelwerten sind wiederum jeweils mit $P < 0{,}001\,\%$ hoch signifikant.

Spaltungsergebnisse der Simplexnachkommenschaften. Zur Genotypentrennung der Nachkommenschaft der Simplexelternpflanzen benutzten wir die errechnete Diskriminanzfunktion $X_{BC} = x_1 + 16{,}8235\ x_2$. Setzt man wieder alle Meßwerte in die Funktion ein, so erhält man die Werte, die für die graphische Aufteilung der Genotypen gebraucht werden.

Wenn man von einigen Ausnahmepflanzen absieht, auf die später eingegangen wird, sind in dieser Gruppe von neun Einzelpflanzennachkommenschaften mit 177 Pflanzen wieder drei Klassen zu beobachten, die aber gegenüber den Nachkommenschaften der Triplexelternpflanzen eine kürzere Halmlänge und dichtere Ähren haben. Die Pflanzen mit sehr kurzen Halmen und sehr dichten Ähren entsprechen den rezessiven Eltern. Zur zweiten Klasse gehören alle Pflanzen, die wie die Elternpflanzen aussehen. Halmlänge und Ährendichte der beiden genannten Klassen schwanken sehr stark, sowohl zwischen verschiedenen Nachkommenschaften wie innerhalb einer Nachkommenschaft, so daß die graphische

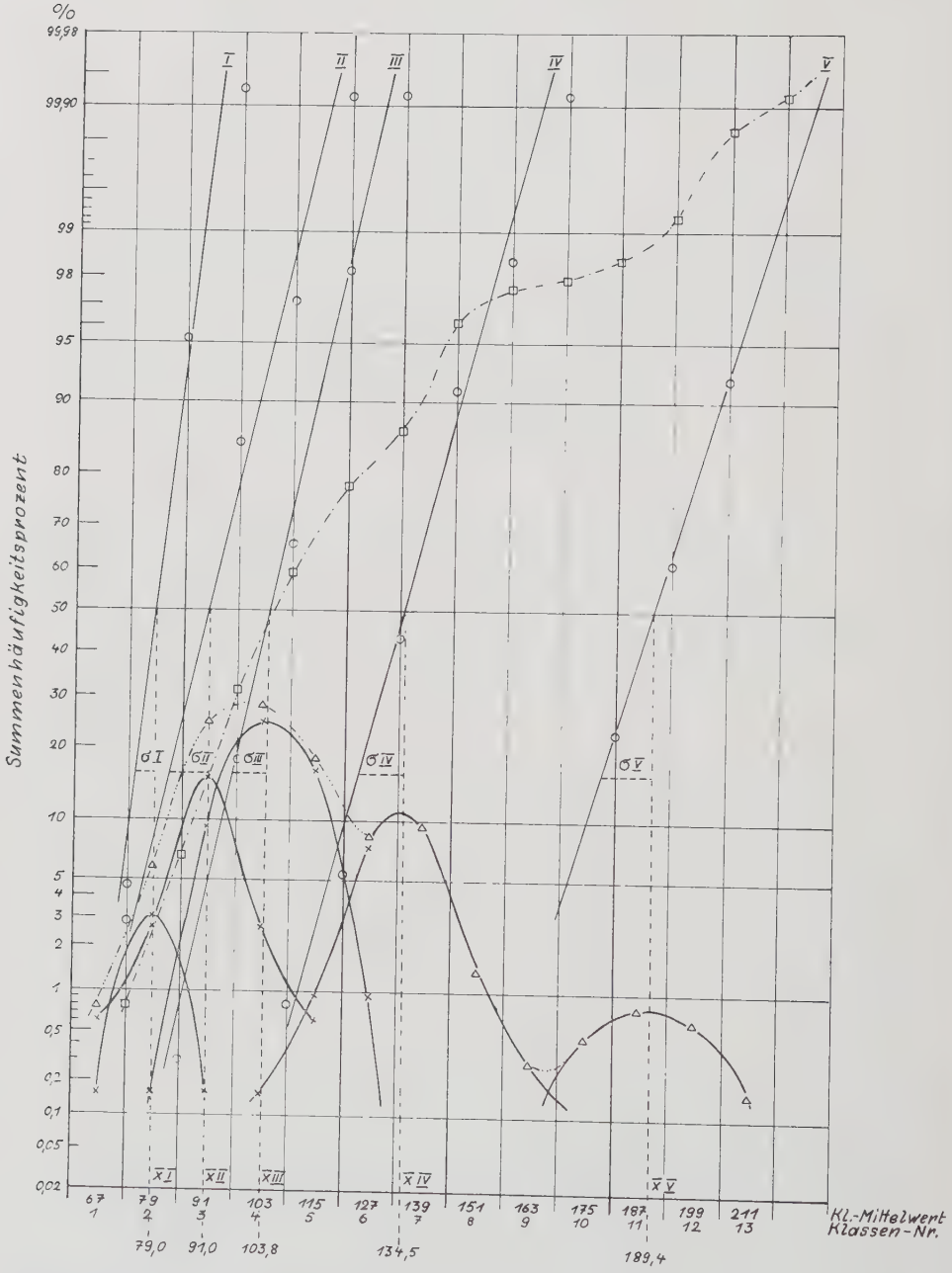


Abb. 8. Graphische Aufteilung des Mischkollektivs der mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zusammengefaßten Werte für Halmlänge und Ährendichte von Duplexnachkommenschaft der F_3-Generation rauhgranniger Gerste

Graphical distribution for the mixed collection of the values for straw length and ear density of the duplex progeny of the F_3 generation of rough-awned barley obtained by discriminant analysis

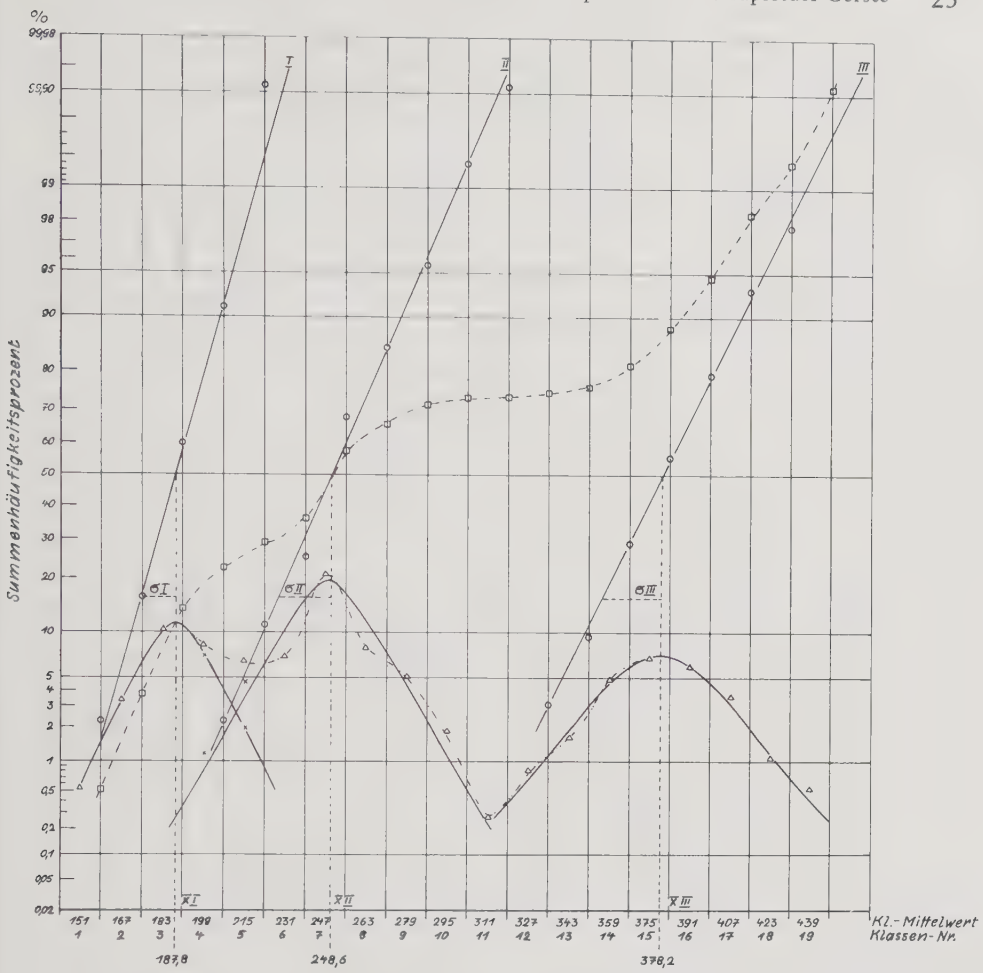


Abb. 9. Graphische Aufteilung des Mischkollektivs der mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zusammengefaßten Werte für Halmlänge und Ährendichte von Triplexnachkommenschaft rauhgranniger Gerste

Graphical distribution for the mixed collection of the values for straw length and ear density in the triplex progeny of rough-awned barley obtained by discriminant analysis

Trennung dieser beiden Genotypen sehr schwierig ist. Die dritte Gruppe umfaßt die der F_1-Generation entsprechenden Pflanzen. Die Verteilungskurven der beiden ersten Klassen überschneiden sich stark, dagegen ist die Auftrennung zwischen elterngleichen und F_1-Pflanzen einfacher (Abb. 10).

Wir erhalten eine Spaltung bei den Nachkommen der Simplexelternpflanzen von 23,666 % : 48,465 % : 27,869 %. Die Abweichungen vom vermuteten Verhältnis 1 : 2 : 1 liegen im Zufallsbereich mit P 68 %, die Unterschiede zwischen den beobachteten Mittelwerten sind mit $P < 0{,}01$ % und $P < 0{,}001$ % hoch signifikant.

C. Ergebnisse bei den tetraploiden glattgrannigen Formen

Da wir bei der glattgrannigen Form keine tetraploiden Elterntypen erhalten hatten, konnten wir die Diskriminanzanalyse für die Trennung der Geno-

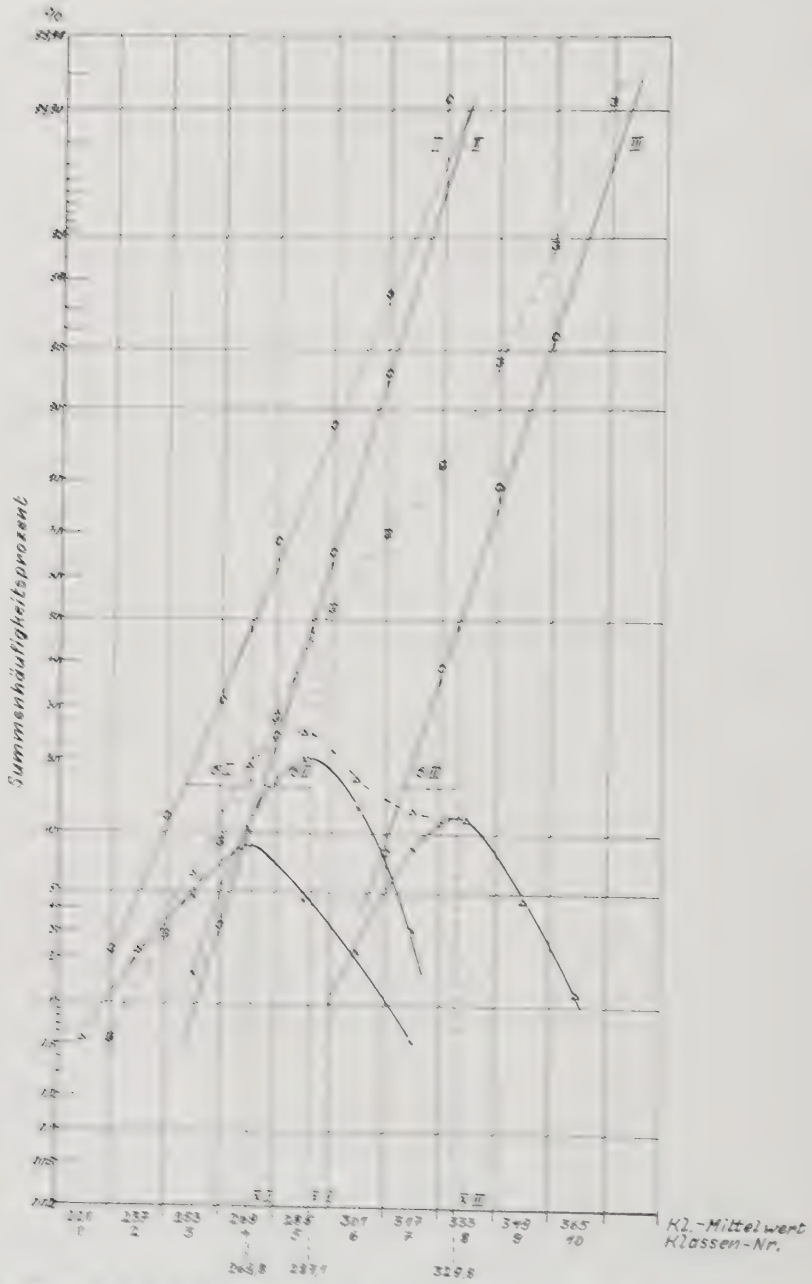


Abb. 12. Graphische Auftrennung des Mischkollektivs der mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zusammengefaßten Werte für Halmlänge und Ährendichte von Simplexnachkommenschaft rauhgranniger Gerste

Graphical distribution for the mixed collection of the values for straw length and ear density in the simplex progeny of rough-awned barley obtained by discriminant analysis

typen nicht anwenden. Daher erfolgt die Trennung getrennt für Halmlänge und Ährendichte nach der graphischen Methode von DARVES und BECKEL (1958).

Wie bei der rauhgrannigen Form sind auch hier in der F_3-Generation Triplex-, Duplex- und Simplexnachkommenschaften zu erwarten. Die Pflanzenzahl der Duplex- und Simplexnachkommenschaften war jedoch so gering, daß eine statistische Trennung nicht durchführbar war (35 Pflanzen in der Simplex- und 212 Pflanzen in der Duplexnachkommenschaft).

Wir beschränken uns deswegen auf die Analyse der Spaltung der Triplexnachkommenschaften mit 754 Pflanzen. Die graphische Aufteilung, getrennt nach Halmlänge und Ährendichte, machte keine Schwierigkeiten.

Bei der graphischen Aufteilung in bezug auf das Merkmal Halmlänge erhielten wir drei Klassen, die ebenso wie die beschriebenen Genotypen der Triplexnachkommenschaft der rauhgrannigen Form aussahen. Die Spaltungszahlen von 25,47 % : 48,67 % : 25,86 % entsprechen einem Verhältnis 1 : 2 : 1 und die Abweichung ist zufällig mit einem P = 76 %. Die starke Überlagerung der Einzelkurven, besonders der der elternähnlichen Genotypen (= Triplextypen) und der der dominanten Elterntypen (= Quadruplextypen), zeigt, daß die Halmlänge beträchtlich variabel ist. Dagegen ließ sich bei der Trennung nach der Ährendichte erkennen, daß es zwischen den drei Klassen klare Grenzen gibt, die auf einer großen Umweltstabilität der Ährendichte bei den einzelnen Genotypen beruht. Die drei Klassen zeigen eine Aufspaltung im Verhältnis 22,14 : 50,93 : 26,93 %, das entspricht einem Spaltungsverhältnis von 1 : 2 : 1 mit P = 14 %.

Die Triplexeltern der glattgrannigen Form verhalten sich demnach wie die der rauhgrannigen Form.

D. Zusammenfassung der Ergebnisse an Tetraploiden

Eine allgemeine Betrachtung der gesamten Spaltungsverhältnisse führt zu folgenden Ergebnissen:

Der sehr kurze/sehr dichte Typ spaltet nicht und entspricht somit dem homozygoten Nulliplextyp.

Der sehr lange/sehr lockere Typ spaltet ebenfalls nicht und entspricht dem homozygoten Quadruplextyp.

Die F_1-Nachkommen zwischen diesen beiden Typen spalten im Verhältnis 1 sehr kurz/sehr dicht : 8 kurz/dicht : 18 elterngleich : 8 lang/locker : 1 sehr lang/sehr locker.

Tabelle 9

Übersicht über die Spaltungsverhältnisse der F_3-Generation bei den rauh- und glattgrannigen tetraploiden Formen

Survey of the segregation relationships of the F_3 generation in rough and smooth-awned tetraploid forms

Elternpflanzengruppe	Phänotyp / Genotyp	Nachkommenschaft: sehr kurz/sehr dicht di di di di	kurz/dicht di+ di di di	mittel di+ di+ di di	lang/locker di+ di+ di+ di	sehr lang/sehr locker di+ di+ di+ di+
Simplexelter		1	2	1	—	—
Duplexelter		1	8	18	8	1
Triplexelter		—	—	1	2	1

Die Nachkommenschaften der verschiedenen heterozygoten Formen der F_2 bringen unterschiedliche Spaltungsverhältnisse hervor: Der kurze/dichte Typ bringt sehr kurze/sehr dichte Pflanzen, die dem rezessiven Elter entsprechen, außerdem elterngleiche und der F_1 entsprechende Nachkommen im Verhältnis 1 : 2 : 1, also Nulliplex-, Simplex- und Duplextypen.

Der mittlere Typ, der dem Duplextyp entspricht, bringt wiederum wie die F_1 fünf verschiedene Klassen im Verhältnis 1 : 8 : 18 : 8 : 1.

Die Nachkommen des langen/lockeren Typs, des Triplextyps, treten im Verhältnis 1 F_1-ähnlicher Typ : 2 elterngleichen Typen : 1 sehr lang/sehr lockerer Typ auf, wobei letzterer dem dominanten Elter entspricht (Tab. 9).

Die Ergebnisse zeigen somit, daß eine unvollständige Dominanz des Faktors *densiibericum* in bezug auf Halmlänge und Ährendichte auch bei den verschiedenen Genotypen der tetraploiden Formen nachzuweisen ist und ein deutlicher Gendosiseffekt vorliegt.

4. Doppelte Reduktion

Selbstungen von Triplexpflanzen müßten immer Nachkommenschaften bringen, in denen die Genotypen nur in drei Klassen in folgendem Verhältnis aufspalten: 1 Quadruplex- : 2 Triplex- : 1 Duplextyp.

Es werden aber in einigen Fällen, und auch in unserem Material, Pflanzen gefunden, die dem Simplex- oder Nulliplextyp entsprechen. Das Vorkommen solcher Ausnahmepflanzen ist auf einen Chromatidenaustausch zurückzuführen, der aus dem Triplextyp $di^{+}di^{-}$ außer den normalerweise gebildeten $di^{+}di^{-}$- und $\begin{matrix} di^{+} \\ di \end{matrix}$ $\begin{matrix} \\ di \end{matrix}$-Keimzellen auch gelegentlich eine *didi*-Keimzelle entstehen läßt. Dieser Vorgang wird als „doppelte Reduktion" bezeichnet.

Eingehende Untersuchungen von MATHER (1935, 1936) zeigten, daß die doppelte Reduktion als Ursache für die abweichenden Spaltungsergebnisse anzusehen ist. Hierbei müssen zwei Voraussetzungen erfüllt werden:

1. Es muß zwischen dem Centromer und dem entsprechenden Locus Austausch stattgefunden haben, d. h., daß während der ersten meiotischen Anaphase die Allele des betreffenden Locus nicht, wie sonst üblich, reduktionell, sondern äquational getrennt werden. Die Häufigkeit ist eine Funktion des Abstandes zwischen dem Locus und dem Centromer.
2. Außerdem müssen die Chromosomen, zwischen deren Chromatiden ein Austausch stattgefunden hat, in eine Dyadenzelle gelangen. Voraussetzung hierfür ist, daß Multivalente gebildet werden und daß die Chromosomen eines Multivalentes zufällig auf die Tochterzellen verteilt werden. Die Chromatiden werden unter diesen Voraussetzungen zufällig verteilt, so daß auch Geschwisterchromatiden in dieselbe Tetradenzelle gelangen können. Dadurch wird das Vorkommen von Ausnahmepflanzen, im Fall des Triplextyps von Simplex- $di^{+}/di\ di\ di$ und Nulliplexpflanzen *di di di di*, erklärbar.

Dieser Vorgang wird als „Chromatidenspaltung" bezeichnet im Gegensatz zur „Chromosomenspaltung", bei der keine doppelte Reduktion vorkommt.

Die doppelte Reduktion hängt also ab von zwei Veränderlichen:

1. von der Häufigkeit e der äquationalen Teilung (Austausch zwischen Locus und Centromer) und
2. von der Häufigkeit a, mit der die am Austausch beteiligten Chromosomen zum gleichen Pol gelangen.

Der Koeffizient der doppelten Reduktion α ist das Produkt dieser beiden Werte: $\alpha = a.e.$

Die Chromosomen- sowie die Chromatidenspaltung stellen Grenzfälle dar. Nach der Definition von FISHER und MATHER (1943) sind die Grenzwerte, die aus der Gleichung $\alpha = a \cdot e$ zu erhalten sind, mit $\alpha = 0$ und $\alpha = 1/7$ festgelegt. Die meisten untersuchten Fälle liegen innerhalb dieser Grenzen, je nach dem Abstand des Locus vom Centromer. Nur einige wenige erreichen $1/7 = 0{,}14285$, den Grenzwert für Chromatidenspaltung.

Um den Anteil der doppelten Reduktion α berechnen zu können, muß eine entsprechende Generationsmatrix aufgestellt werden. Bei Annahme eines Allelenunterschiedes werden von einem tetrasomen Bastard folgende Gameten gebildet:

Aus der Tabelle 10 können wir für die Selbstungsnachkommenschaft die Generationsmatrix ableiten (Tab. 11) und die Gameten- und Spaltungsverhältnisse für die Grenzwerte $\alpha = 0$ und $\alpha = 1/7$ berechnen (Tab. 12).

Die Ergebnisse aus der Tabelle 12 lassen erkennen, daß, wenn $\alpha = 0$ ist, die für eine Chromosomenspaltung charakteristischen Spaltungsverhältnisse gefunden werden, wie MULLER (1914) sie bereits beobachtet hat. In diesem Fall findet kein Chromatidenaustausch statt, und beide Chromatiden eines Gameten entstammen verschiedenen Chromosomen.

Ist $\alpha = 1/7$, erhält man Spaltungsverhältnisse, die sich durch unbegrenzten Austausch und zufällige Verteilung der Chromatiden in der Meiosis auf Grund der Multivalentenbildung ergeben.

Tabelle 10

Übersicht über die Art und Häufigkeit der Gametenbildung bei einer tetrasomen Pflanze (KESSLER 1959, SEYFFERT 1960)

Survey of the type and frequency of gametes formed in a tetrasomic plant (KESSLER 1959, SEYFFERT 1960)

Gameten	Elter A_3a_1	A_2a_2	A_1a_3
AA	$(2 + \alpha)$	$(1 + 2\alpha)$	α
Aa	$(2 - 2\alpha)$	$(4 - 4\alpha)$	$(2 - 2\alpha)$
aa	α	$(1 + 2\alpha)$	$(2 + \alpha)$
Säulendivisor	4	6	4

Tabelle 11

Generationsmatrix der Selbstungsnachkommen tetrasomer Pflanzen

Generation matrix of the selfed progenies of tetrasomic plants

Nachkommen	Elter A_4	A_3a_1	A_2a_2	A_1a_3	a_4
A_4	1	$(4 + 4\alpha + \alpha^2)$	$(1 + 4\alpha + 4\alpha^2)$	(α^2)	0
A_1a_3	0	$(8 - 4\alpha - 4\alpha^2)$	$(8 + 8\alpha - 16\alpha^2)$	$(4\alpha - 4\alpha^2)$	0
A_2a_2	0	$(4 - 4\alpha + 6\alpha^2)$	$(18 - 24\alpha + 24\alpha^2)$	$(4 - 4\alpha + 6\alpha^2)$	0
A_1a_3	0	$(4\alpha - 4\alpha^2)$	$(8 + 8\alpha - 16\alpha^2)$	$(8 - 4\alpha - 4\alpha^2)$	0
a_4	0	(α^2)	$(1 + 4\alpha + 4\alpha^2)$	$(4 + 4\alpha + \alpha^2)$	1
Säulendivisor	1	16	36	16	1

Tabelle 12

Gameten- und Spaltungsverhältnisse tetrasomer Pflanzen für den Fall, daß $\alpha = 0$ und $\alpha = 1/7$ ist

Gamete and segregation relationships of tetrasomic plants for the case where $\alpha = 0$ and $\alpha = 1/7$

Gameten	Eltern					
	$\alpha = 0$			$\alpha = 1/7$		
	A_3a_1	A_2a_2	A_1a_3	A_3a_1	A_2a_2	A_1a_3
AA	2	1	—	15	9	1
Aa	2	4	2	12	24	12
aa	—	1	2	1	9	15
Säulendivisor	4	6	4	28	42	28
Zygoten						
A_4	4	1	—	225	81	1
A_3a_1	8	8	—	360	432	24
A_2a_2	4	18	4	174	738	174
A_1a_3	—	8	8	24	432	360
a_4	—	1	4	1	81	225
Säulendivisor	16	36	16	784	1764	784

Tabelle 13

Vergleich zwischen den beobachteten und den bei Chromosomen- und Chromatidenspaltung erwarteten Spaltungsergebnissen in Simplex- und Triplexnachkommenschaften

Comparison between observed segregation results and those expected from chromosome and chromatid segregation in simplex and triplex progenies

Eltertyp	Quadruplex	Triplex	Duplex	Simplex	Nullplex	Σ	χ^2	F.G.	P
Triplex									
beobachtet	93,0	182,0	86,0	8*	1*	370			
erwartet									
Chromosomenspaltung	92,5	185,0	92,5	—	—		0,51	2	0,78
Chromatidenspaltung	106,18	169,90	82,12	11,35*	0,47*		3,35	3	0,33
$\alpha = 0{,}08496$	100,53	176,47	85,64	7,19*	0,17*		1,10	3	0,76
Simplex									
beobachtet	—	4*	49*	86	42	181			
erwartet									
Chromosomenspaltung	—	—	45,25	90,50	45,25		0,77	2	0,68
Chromatidenspaltung	0,23*	5,54*	40,17	83,11	51,95		4,49	3	0,21
$\alpha = 0{,}08496$	0,08*	3,51*	41,90*	86,33	49,18		2,29	2	0,31

* = Diese Werte werden bei der χ^2-Berechnung zusammengefaßt.

In unserem Material fanden wir bei Auftrennung der Simplex- und Triplexnachkommenschaften jeweils einige nicht erwartete „Ausnahmepflanzen" (Tabelle 13).

Die Berechnung von α für diese durch Chromatidenspaltung entstandenen Ausnahmepflanzen führten wir nach der Maximum-Likelihood-Methode durch (MATHER 1949).

Die Häufigkeit, mit der der Genotyp A_1 in einer Simplexnachkommenschaft vorkommt, sei v, entsprechend sei die Häufigkeit von

$$\begin{aligned} A_3a_1 &= w \\ A_2a_2 &= x \\ A_1a_3 &= y \\ a_4 &= z. \end{aligned}$$

Dann ist auf Grund der Generationsmatrix (Tab. 11) die Likelihood (= Wahrscheinlichkeit), ein Spaltungsverhältnis von v : w : x : y : z zu erhalten:

$$C \frac{1}{16}(\alpha^2)_v \frac{1}{16}(4\alpha - 4\alpha^2)^w \frac{1}{16}(4 - 4\alpha + 6\alpha^2)^x \frac{1}{16}(8 - 4\alpha - 4\alpha^2)^y \frac{1}{16}(4 + 4\alpha + \alpha^2)^z.$$

Durch Logarithmieren erhält man den Logarithmus der Likelihood L:

$$\begin{aligned} L = C &+ v \log(\alpha^2) + w \log(4\alpha - 4\alpha^2) + x \log(4 - 4\alpha + 6\alpha^2) \\ &+ y \log(8 - 4\alpha - 4\alpha^2) + z \log(4 + 4\alpha + \alpha^2) \end{aligned}$$

und durch Maximalisierung der Gleichung die Maximum-Likelihood-Schätzung des Koeffizienten α. Die Gleichung L wird nach α differenziert und gleich 0 gesetzt:

$$\frac{dL}{d\alpha_{Simplex}} = \frac{v(2\alpha)}{\alpha^2} + \frac{w(4 - 8\alpha)}{(4\alpha - 4\alpha^2)} - \frac{x(4 - 12\alpha)}{(4 - 4\alpha + 6\alpha^2)} - \frac{y(4 + 8\alpha)}{(8 - 4\alpha - 4\alpha^2)} + \frac{z(4 + 2\alpha)}{(4 + 4\alpha + \alpha^2)} = 0.$$

Entsprechend lautet die Gleichung für die Triplexnachkommenschaft folgendermaßen:

$$\frac{dL}{d\alpha_{Triplex}} = \frac{v(4 + 2\alpha)}{(4 + 4\alpha + \alpha^2)} - \frac{w(4 + 8\alpha)}{(8 - 4\alpha - 4\alpha^2)} - \frac{x(4 - 12\alpha)}{(4 - 4\alpha + 6\alpha^2)} + \frac{y(4 - 8\alpha)}{(4\alpha - 4\alpha^2)} + \frac{z(2\alpha)}{\alpha^2} = 0.$$

Aus diesen Formeln wurden nach dem Näherungsverfahren von MATHER (1951) die Werte für α berechnet:

Tabelle 14

Vergleich zwischen den Koeffizienten α der Triplex- und Simplexnachkommenschaft und den Grenzwerten $\alpha = 0$ und $\alpha = 1/7$

Comparison between coefficients α of triplex and simplex progenies and the extreme values $\alpha = 0$ and $\alpha = 1/7$

	Signifikanz der Abweichung von $\alpha = 0$	$\alpha = 1/7$
α Simplex = 0,07144 ± 0,03525	< 0,001	< 0,001
α Triplex = 0,09848 ± 0,02992	< 0,001	< 0,001
α Durchschnitt = 0,08496		

Die Abweichungen von den Grenzwerten $\alpha = 0$ und $\alpha = 1/7$ sind mit $P < 0{,}001$ hoch signifikant. Dagegen ist die Differenz zwischen den beiden Werten mit einem P-Wert von 20 % nicht signifikant, so daß die Berechnung eines durchschnittlichen Wertes für α gerechtfertigt ist: α Durchschn. = 0,085.

5. Untersuchungen über die Ausbildung der Glumae

Neben Halmlänge und Ährendichte wurde noch eine weitere quantitative Eigenschaft untersucht, nämlich die Ausbildung der Glumae, die ebenfalls von dem Faktor *densiübericum* kontrolliert wird.

Eine visuelle Bonitierung der Klappen läßt erkennen, daß bei den diploiden Formen zwischen den sehr kurzen und sehr dichten Typen einerseits und den sehr langen und lockeren Typen andererseits ein bedeutender Unterschied besteht, der dagegen zwischen den F_1-Pflanzen und den sehr langen und lockeren Eltern nicht so deutlich zu beobachten ist. Die sehr langen/sehr lockeren Typen besitzen sehr kleine Glumae, dagegen sind sie bei den sehr kurzen/sehr dichten Typen sehr groß. Sie decken in der Mitte der Ähre die Ährchen völlig und tragen lange Grannen. Die Glumagröße nimmt aber bei allen Genotypen zur Basis bzw. zur Spitze der Ähre wieder ziemlich stark ab. Da sie außerdem an der Basis und an der Spitze auch stark schwankt, wurde nur die Größe der Glumae aus der Mitte der Ähre bestimmt. Außerdem wurde festgestellt, daß bei den Hauptähren die Glumagröße jedes Genotyps einheitlicher ist, während sie bei den Nebenähren innerhalb eines Genotyps oftmals variabel ist. Aus diesen Gründen wurde die Beurteilung der Größe nur bei Hauptähren durchgeführt.

Abb. 11. Glumae der drei verschiedenen diploiden rauhgrannigen Genotypen (jeweils zwei Glumae eines Typs). Von links nach rechts: homozygot rezessiv, heterozygot und homozygot dominant. Von oben nach unten: aus dem unteren Teil der Ähre, aus dem mittleren Teil der Ähre und aus dem oberen Teil der Ähre

Glumes of the three different genotypes of the diploid rough-awned genotypes. From left to right: homozygous recessive, heterozygote and homozygous dominant. From top to bottom: from the lower part of the ear, from the central part of the ear and from the upper part of the ear

Bei den tetraploiden Formen konnten wir einen wesentlichen Unterschied zwischen den sehr kurzen und sehr dichten und den sehr langen und lockeren Elternpflanzen feststellen, jedoch ist diese Differenz kaum zwischen den heterozygoten Genotypen der F_2-Generation zu beobachten. Die Glumae der Nulliplextypen sind größer als die der Duplextypen. Bei den Quadruplex- und Triplextypen ist kein Unterschied festzustellen, ebenso nicht zwischen den Nulliplex- und Simplextypen.

Die Abbildungen 11 und 12 zeigen eine Übersicht über die Glumagröße bei der F_2 der diploiden und tetraploiden Formen. Um die Unterschiede in der Klappengröße zwischen den einzelnen

Genotypen zahlenmäßig festlegen zu können, wurden Messungen von Glumae bei den diploiden und tetraploiden Eltern und bei den F_1- und F_2-Pflanzen vorgenommen.

Länge und Breite einer Gluma sind zwar leicht zu bestimmen, aber diese Maße sind wenig brauchbar, da sie starke Umweltvariationen zeigen. Deswegen wurde als Untersuchungsmerkmal der Längen-Breiten-Index gewählt, weil dieses Maß ziemlich umweltstabil ist und damit eine Übersicht über die Glumagröße gibt.

Um die statistische Beurteilung durchführen zu können, wurden mindestens 25 Messungen je Genotyp vorgenommen.

Die Mittelwerte und Streuungen der Glumagröße aus dem mittleren Teil der Hauptähre wurden in der Tabelle 15 für die diploiden Formen und in der Tabelle 16 für die tetraploiden Formen zusammengestellt.

Aus der Tabelle 15 können wir für die diploiden Formen folgendes ersehen:

Abb. 12. Glumae der fünf verschiedenen Genotypen der tetraploiden rauhgrannigen F_2-Generation. Von links nach rechts: Nulliplex-, Simplex-, Duplex-, Triplex- und Quadruplextyp. Von oben nach unten: aus dem unteren Teil der Ähre, aus dem mittleren Teil der Ähre und aus dem oberen Teil der Ähre

Glumes of the five different genotypes of the tetraploid rough-awned F_2 generation. From left to right: nulliplex, simplex, duplex, triplex and quadruplex type. From top to bottom: from the lower part of the ear, from the central part of the ear and from the upper part of the ear

Tabelle 15

Mittelwert und Streuung des Längen-Breiten-Index der Glumae bei diploiden Formen
Mean value and range of distribution of the length-breadth index of glumes in diploid forms

	Mittelwerte		
	di di	di⁺ di	di⁺ di⁺
Eltern	2,25±0,05		11,23±0,14
	P<0,001%		P<0,01%
F_1		8,82±0,12	
			P<0,01%
F_2	2,56±0,06		11,32±0,21
	P<0,001%		
		9,23±0,22	

Tabelle 16

Mittelwert und Streuung des Längen-Breiten-Index der Glumae bei tetraploiden Formen
Differenz zwischen I und II: $P < 0{,}001\,\%$; Differenz innerhalb I: n.S.; Differenz innerhalb II: n.S.

Mean value and range of distribution of the length-breadth index of glumes in tetraploid forms

	Mittelwert									
	di di	di di	di⁺ di	di di	di⁺ di	di⁺ di	di⁺ di⁺	di⁺ di	di⁺ di⁺	di⁺ di⁺
Eltern	2,30 ± 0,04				P<0,001%					10,13 ± 0,25
F_1			P<0,001%		9,51 ± 0,20		n s			
F_2	2,86 ± 0,08	2,97 ± 0,08			9,54 ± 0,16		9,77 ± 0,11		9,93 ± 0,23	
	I				II					

Zwischen den F_1-Pflanzen und sehr langen/sehr lockeren Eltern einerseits und den F_1-Pflanzen und sehr kurzen/sehr dichten Eltern andererseits ist die Differenz hoch signifikant ($P < 0{,}01$).

In der F_2-Generation konnten wir auch zwischen den Heterozygoten und beiden Homozygoten einen wesentlichen Unterschied nachweisen ($P < 0{,}001\,\%$).

Bei den tetraploiden Formen sind, wie aus der Tabelle 16 hervorgeht, die Glumae der sehr kurzen/sehr dichten Eltern bedeutend größer als die der sehr langen/sehr lockeren Eltern ($P < 0{,}001\,\%$).

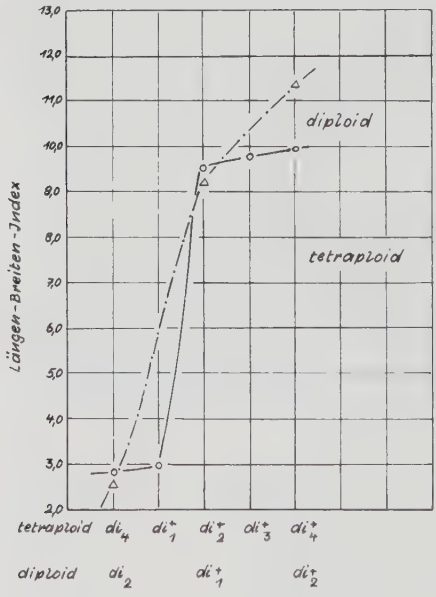


Abb. 13. Abhängigkeit der Glumagröße von der Zahl dominanter *di*+-Allele bei der diploiden und tetraploiden F_2

Relation of glume size to the number of dominant *di*+ alleles in the diploid and tetraploid F_2

Auch zwischen den F_1-Pflanzen und den sehr kurzen/sehr dichten Eltern wurden große Unterschiede beobachtet ($P < 0{,}001\,\%$), dagegen nicht zwischen den F_1-Pflanzen und sehr langen/sehr lockeren Eltern ($P = 10$ bis $5\,\%$).

Betrachten wir nun die Glumagröße der fünf verschiedenen Genotypen der F_2-Generation, so stellen wir zwischen den Nulliplextypen einerseits und den Duplex-, Triplex- und Quadruplextypen andererseits wie auch zwischen den Simplex- und Duplextypen eine sehr hohe Differenz fest ($P < 0{,}001\,\%$). Dagegen ist zwischen dem Längen-Breiten-Index der Klappen der Nulli- und Simplextypen sowie zwischen dem der Duplex-, Triplex- und Quadruplextypen keine Signifikanz zu beobachten (Abb. 13).

Aus diesen Ergebnissen können wir schließen, daß der *densiibericum*-Faktor bei den diploiden Formen eine unvollständige Dominanz in bezug auf die

Glumagröße zeigt, während bei den tetraploiden Formen nur zwei Glumagrößen unterschieden werden können: die großen Glumae sind charakteristisch für Nulli- und Simplextypen, die kleinen für Duplex-, Triplex- und Quadruplextypen.

6. Fertilität

Eine Betrachtung der Ähren der tetraploiden Formen zeigte, daß sich die Verdopplung des Chromosomensatzes auf die Fertilität nachteilig auswirkt. Bei den glattgrannigen Formen war bei den sehr kurzen/sehr dichten Typen eine sehr starke Sterilität zu beobachten.

Um eine Aussage über die Wirkung der Polyploidie auf die Fertilität machen zu können, wurde die Fertilität der diploiden und tetraploiden Formen bestimmt.

Die Untersuchungen an tetraploiden Formen umfaßten 19 sehr kurze/sehr dichte Eltern-, 25 sehr lange/sehr lockere Eltern- und 51 F_1-Pflanzen sowie 26 Nulliplex-, 37 Simplex-, 37 Duplex-, 39 Triplex- und 14 Quadruplexpflanzen der F_2-Generation. Dagegen mußten die Untersuchungen an den diploiden Formen auf 30 sehr kurze/sehr dichte Homozygote, 41 Heterozygote und 30 sehr lange/sehr lockere Homozygote der F_2-Generation beschränkt werden, da zu wenig Eltern- und F_1-Pflanzen zur Verfügung standen.

Zur Bestimmung der Fertilität wurde die Anzahl der Körner je Spindelstufe gezählt. Bei der Auswertung wurden nur die Hauptähren berücksichtigt.

In den Tabellen 17 und 18 sind die Werte für die Fertilität der diploiden bzw. tetraploiden Formen zusammengestellt.

Die Ergebnisse sind in Mittelwerten angegeben. Die Auszählungen für die diploiden Formen hatten folgendes Ergebnis (Tab. 17):

Tabelle 17

Fertilität in der F_2-Generation der diploiden Formen
(Anzahl der Körner je Spindelstufe)

Fertility in the F_2 generation of diploid forms (Number of grains per rachis segment)

	Mittelwerte		
	di di	di⁺ di	di⁺ di⁺
F_2	1,351 ± 0,091	P < 0,01 %	2,058 ± 0,052
	P < 0,01 %	2,036 ± 0,039	n.s

Zwischen den Werten der sehr kurzen/sehr dichten Homozygoten und denen der Heterozygoten sowie zwischen denen der beiden Homozygoten besteht eine hohe Signifikanz ($P < 0{,}01\,\%$), während sie zwischen den Heterozygoten und sehr langen/sehr lockeren Homozygoten nicht zu beobachten ist. Die Heterozygoten und sehr langen/sehr lockeren Pflanzen erreichen also die beste Fertilität, bei den sehr kurzen/sehr dichten Pflanzen ist sie geringer.

Bei den tetraploiden Formen konnten wir dagegen, wie aus der Tabelle 18 hervorgeht, folgendes beobachten:

Zwischen den sehr kurzen/sehr dichten und den sehr langen/sehr lockeren Eltern besteht in der Fertilität kein Unterschied, ebenso nicht zwischen den F_1-

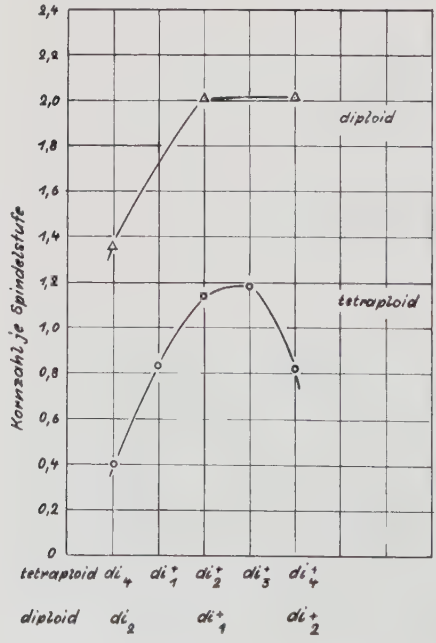
Tabelle 18
Fertilität der tetraploiden Eltern, F_1- und F_2-Generation
(Anzahl der Körner je Spindelstufe)
Fertility in the tetraploid parents, F_1 and F_2 generation
(Number of grains per rachis segment)

Differenz zwischen den Nulliplex- und Simplextypen: $P < 0{,}1\,\%$; Differenz zwischen den Nulliplex- und Duplextypen: $P < 0{,}001\,\%$; Differenz zwischen den Nulliplex- und Triplextypen: $P < 0{,}001\,\%$; Differenz zwischen den Nulliplex- und Quadruplextypen: $P < 1{,}00\,\%$; Differenz zwischen den Simplex- und Duplextypen: $P = 0{,}1\,\%$; Differenz zwischen den Simplex- und Triplextypen: $P < 0{,}1\,\%$; Differenz zwischen den Simplex- und Quadruplextypen: n.S.; Differenz zwischen den Duplex- und Triplextypen: n.S.; Differenz zwischen den Duplex- und Quadruplextypen: $P < 5\,\%$; Differenz zwischen den Triplex- und Quadruplextypen: $P < 5\,\%$.

	Mittelwerte					
	di di / di di	di⁺ di / di di	di⁺ di⁺ / di di	di⁺ di⁺ / di⁺ di	di⁺ di⁺ / di⁺ di⁺	
Eltern	0,661 ± 0,116		P=10-5%			0,932±0,089
F_1		P<5%	1,02 ± 0,068	n.s.		
F_2	0,397±0,084	0,827±0,065	1,148±0,068	1,184±0,065	0,826±0,124	

Pflanzen und sehr langen/sehr lockeren Eltern. Dagegen ist der Unterschied zwischen den sehr kurzen/sehr dichten Eltern und den F_1-Pflanzen signifikant.

In der F_2-Generation wurde die Fertilität der verschiedenen Genotypen miteinander verglichen. Wie aus der Tabelle hervorgeht, bestehen nur zwischen den Werten für die Simplex- und Quadruplextypen und zwischen denen für die Duplex- und Triplextypen keine signifikanten Unterschiede.



Die angegebenen Werte zeigen wie auch die Abbildung 14, daß die Fertilität bei den Nulliplextypen am niedrigsten ist. Bei den Simplextypen wird eine Verbesserung beobachtet, bei den Duplex- und Triplextypen erreicht sie ein Maximum und sinkt bei den Quadruplextypen wieder ab. Allerdings bleibt die Fertilität der tetraploiden Duplex- und Triplextypen weit hinter der der diploiden Heterozygoten zurück.

Abb. 14. Übersicht über die Fertilität der verschiedenen Genotypen der diploiden und tetraploiden F_2-Generation
Survey of the fertility of the different genotypes of the diploid and tetraploid F_2 generation

IV. DISKUSSION

1. Das Problem der Gendosiswirkung

Die Abhängigkeit der Merkmalsausprägung von der Zahl dominanter Allele wurde, wie schon in der Einleitung erwähnt, am Anfang unseres Jahrhunderts von CORRENS (1901) an der Färbung des triploiden Endosperms des Maiskornes beobachtet. Kreuzungen zwischen gelbkörnigen ♀ (bb) und blaukörnigen ♂ Maisrassen (BB) ergaben Bastarde (bbB) mit hellblauer Färbung des Endosperms, während Bastarde (BBb) aus der Kreuzung blaukörnig ♀ (BB) × gelbkörnig ♂ (bb) eine dunkelblaue Färbung des Endosperms aufwiesen. Die Zunahme der Farbintensität mit steigender Zahl dominanter Allele bbb < Bbb < BBb < BBB beruht auf der unvollständigen Dominanz des Blaufaktors B. Bei einem anderen Versuch stellte CORRENS (1901) fest, daß Kreuzungen zwischen der gelbblühenden *Argemone mexicana* und der blaßgelben *Argemone ochroleuca* hellgelbblühende Bastarde ergaben. Durch Bestimmung der Konzentration der Farbstofflösungen konnte CORRENS nachweisen, daß das Allel in dem *ochroleuca*-Elter für die weniger starke Ausprägung der Blütenfarben verantwortlich ist. Das die gelbe Ausfärbung bedingende Allel in *A. mexicana* ist also unvollständig dominant.

Weiter beobachtete CORRENS (1903), daß die Bastarde zwischen dem stark geaderten *Hyoscyamus niger* und dem anthocyanfreien *H. pallidus* eine weniger intensive violette Aderung der Blumenkronen zeigten als der Elter *H. niger*. Durch eingehende Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß in den Bastarden ungefähr die Hälfte der Anthocyanmenge wie im *H. niger*-Elter gebildet wird. Damit zeigt sich, daß die Bastarde ziemlich genau zwischen den beiden Eltern stehen: hier liegt also ein Fall intermediärer Vererbung vor.

Weitere Beispiele für unvollständige Dominanz wurden von F. VON WETTSTEIN (1924) an verschiedenen Eigenschaften bei *Funaria hygrometrica* beobachtet. Er untersuchte, wie weit die Form des Deckels der Sporogonkapsel als Verhältnis von Durchmesser zur Höhe der Deckelkapsel von der Zahl dominanter Allele abhängt, und stellte fest, daß bei den Tetraploiden dieses Verhältnis mit zunehmender Zahl dominanter Allele größer wird. Dagegen konnte er bei der Ausfärbung der Sporogonkapsel nachweisen, daß die Farbausprägung bereits beim Vorhandensein von drei dominanten Allelen C_3c_1 maximal ist, dieser Genotyp zeigte die gleiche Intensität wie die Homozygote C_4.

Diese Beispiele deuten auf eine Gendosiswirkung hin, bei der jedes dominante Allel eine bestimmte quantitative Wirkung ausübt. Wie im letzten Beispiel angedeutet, kann die maximale Merkmalsausprägung schon von einer der Heterozygoten erreicht werden. Dies zeigten auch Untersuchungen von BRIX und QUADT (1953) und BRIX (1955) an Chlorophyllfaktoren von *Dactylis glomerata*, bei denen ebenfalls der C_3c_1-Typ bereits die maximale Chlorophyllausbildung erreicht. Ein ähnlicher Fall wurde von FIEDLER (1957) bei *Matthiola* beobachtet, in dem schon zwei dominante Allele eines Chlorophyllfaktors die maximale Wirkung hervorrufen.

In allen diesen Fällen ist die maximale Merkmalsausprägung entweder allein beim dominanten Elter oder bereits bei einer Heterozygote und dem dominanten Elter zu beobachten. Es gibt aber auch häufig Fälle, in denen die

maximale Wirkung eines unvollständig dominanten Faktors bei Polyploiden von einer Heterozygoten erreicht wird und die Leistung der Homozygoten übertrifft. In diesem Fall spricht man von „Superdominanz" des betreffenden Faktors. Als Beispiele für diese Art der Gendosiswirkung seien Untersuchungen von WRICKE (1955) bei einer experimentell hergestellten tetraploiden *Arabidopsis thaliana* und von SEYFFERT (1959) bei *Silene armeria* angeführt. In beiden Fällen wurde ein stufenweises Ansteigen der Merkmalsausprägung vom Nulliplex- über Simplex- und Duplex- zum Triplextyp beobachtet, der homozygote Quadruplextyp zeigte dagegen einen Abfall.

In unseren Untersuchungen prüften wir die Gendosiswirkung des Faktors *di* sowohl in dem glattgrannigen Stamm, in dem er gefunden worden war, wie auch in einem rauhgrannigen Stamm, in den er eingekreuzt worden war. Ein Vergleich der Meßwerte der beiden Gruppen zeigte signifikante Unterschiede, so daß die Auswertung der Ergebnisse getrennt erfolgen mußte. Die Unterschiede sind wahrscheinlich auf eine Differenz im genetischen Hintergrund zurückzuführen, zum Teil jedoch wohl auch darauf, daß die rauhgrannige Form weitere Halmlängenfaktoren enthält, die trotz wiederholter Selbstungen noch nicht vollständig homozygot vorlagen. Dies wäre eine Erklärung für die Beobachtung, daß bei unseren Untersuchungen die Werte für die Halmlänge jeweils stärker variieren als die für die Ährendichte.

Die Tendenz bei beiden Formen ist jedoch die gleiche, so daß im folgenden die Ergebnisse beider Gruppen gemeinsam diskutiert werden können.

Wir beobachteten ebenfalls eine unvollständige Dominanz, bei der die maximale Merkmalsausprägung erst im homozygoten Zustand erreicht wird. Ähnliche Fälle wurden schon häufiger beschrieben. KESSLER (1959) führte Nachkommenschaftsprüfungen bei *Cyclamen* vom Typ 'Rosa von Zehlendorf' durch. Hier ist ein Faktor F für die Bildung von Flavonolen verantwortlich, die aus der gleichen Vorläufersubstanz wie die Anthocyane synthetisiert werden. An Hand der Ergebnisse konnte KESSLER feststellen, daß mit steigender Zahl dominanter F-Allele eine Abnahme der Anthocyankonzentration erfolgte. Sie konnte daraus auf eine Wechselwirkung zwischen Flavonol- und Anthocyanbildung schließen, die sich so auswirkt, daß mit steigendem Flavonolgehalt die Anthocyankonzentration abnimmt. Der F-Faktor ist also unvollständig dominant. STERN (1943 bis 1948) untersuchte den Faktor *cubitus-interruptus* bei *Drosophila melanogaster*. Bei Zufügung desselben Allels oder eines oder mehrerer anderer Allele in einen Genotyp konnte er verschiedenartige Dosiseffekte feststellen. Mit zunehmender Zahl der *ci*-Allele wurde eine Zunahme der Normalität beobachtet, während das Vorhandensein von *ci*-Allelen gemeinsam mit +Allelen, die als schwach wirkende *ci*-Allele gelten, trotz steigender *ci*-Dosis eine Abnahme der Normalität hervorrief. STERN interpretierte dieses Phänomen als „Interallele Interferenz".

In diesen Arbeiten wurden Fälle von unvollständiger Dominanz nur beobachtet und beschrieben. Dagegen konnte SEYFFERT (1957) an Hand der Untersuchungen des *Eluta*-Faktors von *Antirrhinum majus* statistisch nachweisen, daß die unvollständige Dominanz des *Eluta*-Faktors das Ergebnis einer Wechselwirkung zwischen den Allelen *El* und + ist, die man nach STERN ebenfalls als „Interallele Interferenz" bezeichnen könnte.

Auch unsere Versuche deuten auf eine solche Wechselwirkung hin. Hier handelt es sich um einen pleiotropen Faktor, der gleichzeitig Halmlänge, Ährendichte und die Ausbildung der Glumae kontrolliert. Der *densiibericum*-Faktor verhält sich in bezug auf Halmlänge und Ährendichte unvollständig dominant. Mit zunehmender Zahl dominanter di^+-Allele werden die Halme länger und die Ähren lockerer, die maximale Wirkung wird erst im homozygoten Zustand erreicht. Bei den Glumae dagegen sind zwei dominante Allele nötig, um die Größenänderung herbeizuführen, die dann jedoch gleich maximal erfolgt. Bei Untersuchungen an *Dahlia variabilis* konnten Lawrence und Scott-Moncrieff (1935) feststellen, daß die Wirkung des Blütenfaktors I ebenfalls erst im Duplextyp eintritt, dann aber die maximale Wirkung erreicht.

Neben den Effekten auf die quantitativen Merkmale Halmlänge, Ährendichte und Glumagröße wurde auch der Gendosiseffekt auf die Fertilität nachgewiesen. Bei den diploiden Formen zeigt der *densiibericum*-Faktor eine vollständige Dominanz — die Heterozygoten sind ebenso fertil wie die homozygot Dominanten —, dagegen stellten wir bei den tetraploiden Formen die beste Fertilität bei den Duplex- und Triplextypen fest. Beim Quadruplextyp ist sie wieder geringer. Diese Ergebnisse stimmen mit denen von Wricke (1955) bei *Arabidopsis thaliana* und Seyffert (1959) bei *Silene armeria* überein, bei denen die maximale Merkmalsausprägung beim Triplextyp beobachtet wurde. In neueren Untersuchungen von Kessler (in Vorbereitung) an Chlorophyllmutationen bei *Antirrhinum majus* konnten ebenfalls deutliche Superdominanzwirkungen in bezug auf den Chlorophyllgehalt und die Pflanzenlänge beim Triplextyp und in bezug auf die Blütezeit bei Triplex- und Duplextypen festgestellt werden.

Da man nicht ausschließen kann, daß noch weitere Fertilitätsfaktoren beteiligt sind, kann nicht eindeutig entschieden werden, ob es sich tatsächlich um „Superdominanz" — also um eine durch einen Erbfaktor verursachte Leistungssteigerung — handelt. Aus diesem Grunde bezeichnen wir die beobachtete Erhöhung der Fertilität bei den Heterozygoten allgemeiner als Heterosis.

Soweit uns bekannt ist, werden in der vorliegenden Arbeit zum ersten Mal die Gendosiseffekte eines pleiotrop wirkenden Faktors untersucht. Dieser Faktor beeinflußt verschiedene quantitative Merkmale unterschiedlich. In bezug auf Halmlänge und Ährendichte ist er unvollständig dominant, dagegen ist er bei der Ausbildung der Glumagröße erst im Duplextyp wirksam, aber dann wie beim Triplex- und Quadruplextyp voll dominant. Bei der Fertilität zeigt der Faktor bei den diploiden Pflanzen eine vollständige Dominanz, bei den tetraploiden Formen dagegen eine Heterosis.

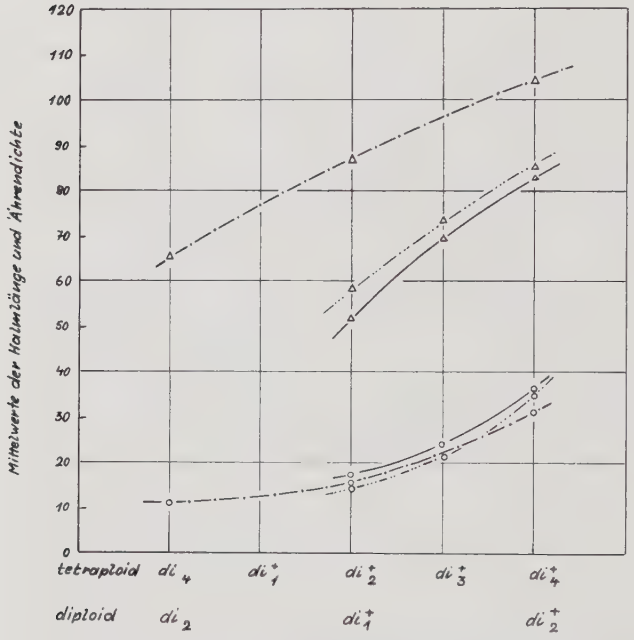
Bei den durch Mutagene induzierten *erectoides*-Mutanten wurde gleichfalls eine pleiotrope Genwirkung beobachtet. Der Faktor *Ert-r*^{52} ist dominant in bezug auf die Internodienlänge der Ähre und rezessiv in bezug auf die Glumagröße der sterilen Nebenährchen (Hagberg, Persson und Wiberg 1963).

2. Allelismus und Gendosiseffekte

Die Beziehungen zwischen der Merkmalsausprägung von Halmlänge und Ährendichte einerseits und der Zahl dominanter di^+-Allele andererseits sind aus den Abbildungen 15 und 16 zu ersehen, in denen die Mittelwerte der verschie-

denen Genotypen auf die Ordinate und die Zahl dominanter Allele auf der Abszisse aufgetragen sind.

Die Abhängigkeit der Merkmalsausprägung von der Zahl dominanter Allele wurde sowohl bei den diploiden als auch bei den tetraploiden Pflanzen für die Merkmale Halmlänge und Ährendichte getrennt analysiert. Für die Untersuchung der tetraploiden Form standen die Mittelwerte der Genotypen der glatt- und rauhgrannigen Triplexnachkommenschaft zur Verfügung, für die der diploiden Pflanzen dagegen nur die Werte der rauhgrannigen F_2-Generation (Abb. 15).



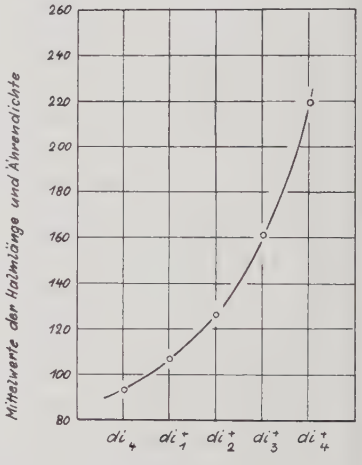


Abb. 15 (links). Abhängigkeit der Halmlänge und Ährendichte von der Zahl dominanter *di*+-Allele bei tetraploiden glatt- und rauhgrannigen F_3-Pflanzen (= Triplexnachkommenschaft) sowie bei diploiden rauhgrannigen F_2-Pflanzen. Δ—.—.—Δ Halmlänge der diploiden rauhgrannigen F_2-Pflanzen; Δ—...—Δ Halmlänge der tetraploiden rauhgrannigen F_3-Pflanzen (Triplexnachkommenschaft); Δ———Δ Halmlänge der tetraploiden glattgrannigen F_3-Pflanzen (Triplexnachkommenschaft). ○—.—.—○ Ährendichte der diploiden rauhgrannigen F_2-Pflanzen; ○—...—...○ Ährendichte der tetraploiden rauhgrannigen F_3-Pflanzen (Triplexnachkommenschaft); ○———○ Ährendichte der tetraploiden glattgrannigen F_3-Pflanzen (Triplexnachkommenschaft)

Relation of straw length and ear density to the number of dominant *di*+ alleles in tetraploid smooth and rough-awned F_3 plants (= triplex progeny) and in diploid rough-awned F_2 plants. Δ—.—.—Δ straw length of diploid rough-awned F_2 plants; Δ—...—Δ straw length of tetraploid rough-awned F_3 plants (triplex progeny); Δ———Δ straw length of tetraploid smooth-awned F_3 plants (triplex progeny). ○—.—.—○ ear density of diploid rough-awned F_2 plants; ○—...—...○ ear density of tetraploid rough-awned F_3 plants (triplex progeny); ○———○ ear density of tetraploid smooth-awned F_3 plants (triplex progeny)

Abb. 16 (rechts). Abhängigkeit der mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zusammengefaßten Werte für Halmlänge und Ährendichte von der Zahl dominanter *di*+-Allele bei tetraploiden rauhgrannigen F_2-Pflanzen

Relation of values for straw length and ear density, summarized by means of discriminant analysis, to the number of dominant *di*+ alleles in tetraploid rough-awned F_2 plants

Zum Vergleich wurde außerdem die Abhängigkeit der mit Hilfe der Diskriminanzanalyse zusammengefaßten Werte für Halmlänge und Ährendichte von der Zahl dominanter Allele graphisch dargestellt. Hierfür benutzen wir die Mittelwerte der verschiedenen Genotypen der rauhgrannigen tetraploiden F_2-Generation (Abb. 16).

Wie aus den Abbildungen 15 und 16 zu ersehen ist, ist die Dosisabhängigkeit für die Halmlänge und Ährendichte bei den diploiden und bei den tetraploiden Formen nicht linear. Aus dem Verlauf der Kurven läßt sich feststellen, daß mit zunehmender Zahl dominanter Allele die Ähren immer lockerer und die Halme immer länger werden: beide Merkmale wirken in gleicher Richtung. Dabei ist es gleichgültig, ob die Merkmale einzeln oder gemeinsam untersucht werden. Der Faktor *densiibericum* zeigt also bei den diploiden wie bei den tetraploiden Formen eine unvollständige Dominanz in bezug auf Halmlänge und Ährendichte. Dagegen beeinflußt er, wie aus den Abbildungen 13 und 14 hervorgeht, die Glumagröße und Fertilität bei diploiden und tetraploiden Formen unterschiedlich. Die Glumagröße wird bei den diploiden Formen unvollständig dominant vererbt, bei den tetraploiden sind zwei dominante Allele notwendig, um eine sofort vollständige Größenänderung hervorzurufen. In bezug auf die Fertilität zeigt der Faktor di^+ bei diploiden Pflanzen vollständige Dominanz über *di*, bei tetraploiden Pflanzen dagegen eine Heterosiswirkung. Das zeigt also, daß der pleiotrop wirkende Faktor *di* die verschiedenen von ihm beeinflußten Merkmale unabhängig voneinander verändert.

3. Doppelte Reduktion

Die durch „doppelte Reduktion" bedingte Veränderung der Spaltungsverhältnisse wurde schon früher von verschiedenen Autoren wie Sansome (1933) bei Tomaten, de Winton und Haldane (1931) bei tetraploiden *Primula sinensis* beobachtet und von Haldane (1930) und Mather (1935, 1936) ausführlich theoretisch untersucht.

Wie wir im experimentellen Teil mitgeteilt haben, wurden in unserem Material „Ausnahmepflanzen" sowohl in den Triplexnachkommenschaften als auch in den Simplexnachkommenschaften beobachtet. Das Vorkommen von Nulliplex- und Simplextypen in der Triplexnachkommenschaft einerseits und von Triplex- und Quadruplextypen in der Simplexnachkommenschaft andererseits läßt sich am besten als das Ergebnis des Vorkommens von doppelter Reduktion erklären. Dafür sprechen die häufig auftretenden Multivalente, die bei den Meiosisuntersuchungen beobachtet wurden. Ihr Vorhandensein ist eine der Voraussetzungen für das Vorkommen doppelter Reduktion. Der Wert $\alpha = 0{,}085$, der nach der Maximum-Likelihood-Methode errechnet wurde, zeigt, daß der *densiibericum*-Locus nicht in der Nähe des Centromers liegen kann. Eine genauere Lokalisierung des Genortes, wie es Catcheside (1956) in seinen Maisversuchen gelungen ist, ist in der vorliegenden Arbeit nicht durchführbar. Catcheside konnte auf Grund der Kenntnis der Austauschhäufigkeit zwischen dem Centromer und dem betreffenden Locus, der Häufigkeit der Multivalentenbildung sowie der Häufigkeit des genetischen Non-Disjunction und des α-Wertes den sugary-1-Locus auf dem Chromosom 4 genau lokalisieren.

Wie aus der Tabelle 13 hervorgeht, stimmen die Spaltungsergebnisse der Triplexnachkommenschaft gut mit denen, die bei 0,085 % doppelter Reduktion erwartet werden, überein. So dürfen wir auf Grund des Vorkommens von Ausnahmepflanzen annehmen, daß hier doppelte Reduktion stattgefunden hat.

Schätzungen des Koeffizienten α aus den Untersuchungen an *Viola tricolor maxima* hort. (Horn 1956), an *Silene armeria* (Seyffert 1959), an *Cyclamen persicum* (Kessler 1959) und an *Antirrhinum majus* (Seyffert 1960) ließen erkennen, daß auch in diesen Fällen weder eine ideale Chromosomen- noch Chromatidenspaltung vorlag. Die meisten untersuchten Fälle liegen innerhalb der Grenzwerte $\alpha = 0$ und $\alpha = 1/7$. Kessler hat jedoch für den Faktor S bei *Cyclamen persicum* den Wert $\alpha = 0{,}217$ errechnet, der den maximalen Grenzfall für Chromatidenspaltung überschritten hat (α – Max. 0,143). Jedoch ist die Streuung hier ziemlich groß ($s = \pm 0{,}08$), so daß die Abweichung noch im Zufallsbereich liegt. Kessler folgert daraus, daß der hohe α-Wert auf einem großen Abstand zwischen dem Locus S und Centromer und sehr häufiger Multivalentenbildung beruht.

4. Wirkung der Gibberellinsäurebehandlung

Gibberellinsäure hat häufig eine positive Wirkung auf bestimmte quantitative Eigenschaften, z. B. auf die Internodienlänge der Pflanzen (Yabuta und Hayashi 1939, Brian et al. 1954, Feucht und Watson 1958).

Brian und Hemming (1955) berichteten über die positive Wirkung der Gibberelline auf das Wachstum von Zwergtypen von *Pisum:* nach einer Gibberellinbehandlung zeigten die Pflanzen wieder normalen Wuchs. Eine entsprechende Wirkung wurde ebenfalls von Phinney (1956) an Zwergtypen von *Zea mays* beobachtet.

Stoy und Hagberg (1958) untersuchten die Wirkung der Gibberelline auf einige der 200 *erectoides*-Mutanten, die nach Hagberg et al. (1963) auf 25 Loci verteilt sind. An Hand der Ergebnisse konnten sie nachweisen, daß bei den Mutanten *ert-a*[23] und *ert-c*[47] die Halm- und Ährenlänge sowie die Internodienlänge der Ähren gesteigert wurde, die Mutante *Ert-r*[52] zeigte dagegen keine Beeinflussung durch Gibberellinbehandlung. Beide Autoren nahmen an, daß nur einige Loci auf Gibberelline reagieren. In diesem Zusammenhang sei auf Untersuchungen von Hänsel (1959) hingewiesen, der feststellte, daß Gibberellin keine Wirkung auf den Locus *ert-r* ausübt, der zwei dominante Mutationen enthält.

Schmalz (1960) untersuchte den Einfluß von Gibberellin auf eine „knotenlose" Sommer-Gersten-Mutante und beobachtete dabei, daß nach 24 Stunden der Streckungseffekt sichtbar wurde. Das Ährenschieben wurde auch um einige Tage beschleunigt, wobei Schmalz feststellte, daß eine tägliche Behandlung einen signifikant stärkeren Effekt ($P < 0{,}001\,\%$) als eine solche mit zweitägigem Abstand hatte. Die Beobachtungen von Schmalz werden durch unsere Ergebnisse bestärkt; die Gibberelline riefen in unserem Material ähnliche physiologische Wirkungen hervor. Die Ähren der sehr kurzen/sehr dichten Eltern und der sehr kurzen/sehr dichten Pflanzen der F_2-Generation wurden durch Gibberellinbehandlung etwas verlängert, jedoch konnte die durch die Wirkung des Gens hervorgerufene Verkürzung nicht vollständig aufgehoben werden, wie es bei einigen *erectoides*-Mutanten der Gerste oder den Zwergmutanten der Erbse und

des Maises der Fall ist. Bei den anderen Genotypen konnte keine bzw. nur eine geringere Wirkung des Gibberellins nachgewiesen werden.

Neben den positiven Wirkungen der Gibberelline gibt es auch negative Einflüsse, deren Ursachen vielfach diskutiert wurden. Der wichtigste ist die Sterilität, die in Untersuchungen von SCHMALZ (1960) bei den Haupttähren am stärksten ausgeprägt war. SCHMALZ nahm an, daß hier eine unmittelbare Beziehung zwischen der Dauer und Stärke der Gibberellinbehandlung und der Sterilität besteht.

SCHMALZ und METTIN (1965) stellen fest, daß die Fertilität in verschiedenen Entwicklungsstadien unterschiedlich beeinflußt wurde. Es gelang nachzuweisen, daß eine maximale Wirkung um die fünfte Behandlungswoche eintritt. SCHMALZ und METTIN vermuten auf Grund der physiologischen Veränderungen, daß die Gibberellin-sensible Phase mit dem Zeitpunkt intensiven Streckungswachstums der Pflanzen im Zusammenhang steht. Sie konnten auch zeigen, daß die herabgesetzte Fertilität auf keinen Fall auf Meiosisanomalien zurückzuführen ist. Weiter kann angenommen werden, daß die Gibberellinwirkung bei verschiedenen Arten oder sogar Sorten unterschiedlich ist. Die Gibberelline üben fast keine oder nur eine geringe Wirkung auf die Fertilität von verschiedenen Vertretern der Gattung *Triticum* aus, wie SCHMALZ (1962) feststellen konnte. In der Gattung *Hordeum* dagegen ist ihre Wirkung unterschiedlich.

Nach der Gibberellinbehandlung unseres Materials erhielten wir sehr geringe Unterschiede: bei den sehr kurzen/sehr dichten Eltern der rauh- und glattgrannigen Formen beobachteten wir eine negative Wirkung der Gibberelline auf die Fertilität, d. h., die Fertilität wurde reduziert. Bei den sehr langen/sehr lockeren Eltern der glattgrannigen Form war dagegen eine positive Wirkung festzustellen. Bei dem gleichen Genotyp der rauhgrannigen Form war kein Unterschied zwischen den behandelten Pflanzen und der Kontrolle nachzuweisen. Die beobachteten unterschiedlichen Ergebnisse könnten auf Sortenunterschieden beruhen, andererseits können sie aber auch durch die zum Teil niedrigen Pflanzenzahlen beeinflußt sein.

Die Ergebnisse zeigen insgesamt, daß der hier untersuchte Faktor nicht zu den durch Gibberellinbehandlung stark beeinflußbaren Erbfaktoren aus der *erectoides*-Gruppe gehört.

5. Polyploidie und Fertilität

Die Polyploidie ist meist mit einer Reduktion der Fertilität verbunden. Die Ursachen dafür wurden vielfach diskutiert.

Die herabgesetzte Fertilität der autotetraploiden Pflanzen ist in erster Linie auf Chromosomenstörungen während der Meiosis zurückzuführen (BREMER und BREMER-REINDERS 1954, PLARRE 1954 u. a.). DARLINGTON (1932) war der Auffassung, daß die Ursache der geringen Fertilität auf der Multivalentenbildung beruht. In diesem Zusammenhang weist v. WETTSTEIN (1940) darauf hin, daß sich bei Allopolyploiden die normale Fertilität ohne weiteres erklären läßt, da durch das Vorhandensein verschiedenartiger Genome nur Bivalente gebildet werden. MÜNTZING (1936) zitiert dagegen Untersuchungen an tetraploiden *Solanum nigrum* von JØRGENSEN (1928), bei denen trotz des Ausbleibens von Multivalentenbildung eine partielle Sterilität beobachtet wurde. Nach ROMMEL (1961) hängt die teilweise Sterilität mit der Aneuploidie zusammen. An klassifizierten

Samen wurde cytologisch festgestellt, daß je höher der Prozentsatz von Aneuploiden ist, um so höher die Zahl schlechter entwickelter Samen ist. Ähnliche Tendenzen wurden auch von SMITH (1951) und REINBERGS (1957) bei tetraploider Gerste sowie von HAGBERG und ELLERSTRÖM (1959) bei autotetraploidem Roggen beobachtet.

Eine Betrachtung der Ähren unseres Materials ließ erkennen, daß die Sterilität im mittleren Drittel der Ähre am niedrigsten ist und sowohl zur Basis wie zur Spitze der Ähre zunimmt. Es wurde auch festgestellt, daß der mittlere Teil der Ähren zuerst blüht, dann die Basis und zuletzt die Ährenspitze. Zwischen dem Zeitpunkt des Blühbeginns und der Fertilität scheinen enge Beziehungen zu bestehen. Je später die Antheren reif werden, um so stärker wird die Sterilität. Es läßt sich daher vermuten, daß die hier auftretende teilweise Sterilität zum Teil an physiologischen Störungen liegt. Auffallend ist die in unserem Material stark herabgesetzte Fertilität bei den sehr kurzen/sehr dichten Pflanzen gegenüber anderen Genotypen. Wie wir im experimentellen Teil beschrieben haben, erhielten wir bei Kreuzungen zwischen sehr kurzen/sehr dichten und sehr langen/sehr lockeren Typen nur wenig Samen, die sich als nicht lebensfähig erwiesen. Bei reziproker Kreuzung erhielten wir gut entwickelte Samen. Aus diesen Beobachtungen dürfen wir schließen, daß als Ursachen der teilweisen Sterilität neben physiologischen Störungen auch eine Subletalität der Eizellen in Frage kommt. An Hand der Ergebnisse von LINDSTRÖM (1932), der bei tetraploiden Tomaten gut ausgebildete Pollen, jedoch Früchte mit abortierten Samen erhielt, kam MÜNTZING (1936) zu ähnlichen Vermutungen.

In unserem Material ist die Fertilität außerdem von der Gendosis abhängig. Für die diploiden Formen konnte eine vollständige Dominanz festgestellt werden, bei den tetraploiden Formen dagegen eine Heterosis: die Duplex- und Triplextypen erreichten die beste Fertilität, die beim Quadruplex wieder einen Abfall zeigte. Die Fertilität dieser tetraploiden Typen bleibt jedoch weit hinter der der diploiden Pflanzen zurück.

Nun erhebt sich für den Pflanzenzüchter das Problem, wie man die Fertilität der durch Colchizinbehandlung entstandenen tetraploiden Formen der *erectoides*-Mutanten steigern kann. Auf Grund ihrer Standfestigkeit könnten sie eine wirtschaftliche Bedeutung erlangen. In den letzten Jahren wurden in dieser Richtung viele Arbeiten an verschiedenen Objekten durchgeführt.

Bei den natürlichen Polyploiden ist die Selektion weit wirksamer als bei den artifiziellen Polyploiden. Hier zeigten jedoch Untersuchungen an *Brassica campestris* (PARTHASARATHY und RAJAN 1953) und an Zuckerrüben (RASMUSSON 1953), daß man durch Selektion günstiger Genotypen nach mehreren Generationen eine teilweise Erhöhung der Fertilität erreichen kann.

Die Sterilität scheint um so stärker zu sein, je homozygoter das Ausgangsmaterial ist. Bei polyploidisierten Bastarden war die Auslese von Typen mit besserer Fertilität einfacher.

Nach SMITH (1959/1960) und REINBERGS und SHEBESKI (1959, 1961) erhielt man durch Selektion von homozygoten sechszeiligen tetraploiden Gersten keine Verbesserung der Fertilität, während die Selektion an homozygoten zweizeiligen Gersten die Fertilität steigert (ONO 1952). Eine Erhöhung der Fertilität ist bei sechszeiliger Gerste durch Bastardierung zu erreichen. Nach SMITH (1959/1960) und MÜNTZING (1956) scheint es so zu sein, daß je weniger verwandt die zur

Kreuzung benutzten Arten sind, um so höher die Fertilität in der Folgegeneration ist.

Daraus ist zu folgern, daß man in der Polyploidiezüchtung durch eine Kombination von Selektion und Hybridisierung eine bessere Fertilität erreichen kann.

Zusammenfassung

An tetraploiden rauh- und glattgrannigen Formen der Wintergerste *Hordeum vulgare* convar. *hexastichon* wurden Untersuchungen über die Gendosiswirkung des pleiotropen Faktors *densiibericum* durchgeführt, der gleichzeitig die quantitativen Merkmale Halmlänge, Ährendichte und Glumagröße kontrolliert. Seine Wirkung auf die Halmlänge und Ährendichte ist gleichartig, während er die Glumagröße sowie die Fertilität unterschiedlich beeinflußt.

Auf Grund der Spaltungsverhältnisse 1 : 2 : 1 der diploiden und 1 : 8 : 18 : 8 : 1 der tetraploiden F_2-Generation konnte angenommen werden, daß es sich hier um einen monogenen Faktor handelt, der in bezug auf die Merkmale Halmlänge und Ährendichte unvollständig dominant ist: mit zunehmender Zahl dominanter Allele werden die Ähren immer lockerer und die Halme immer länger. Dagegen beeinflußt der Faktor *densiibericum* die Ausbildung der Glumae bei diploiden und tetraploiden Formen unterschiedlich: während die diploiden Formen eine unvollständige Dominanz aufweisen, ist bei den tetraploiden Formen die Wirkung des Faktors di^+ erst bei zweifacher Dosis, im Duplextyp, zu erkennen, in dem gleich die volle Wirkung erreicht wird.

Bei der Fertilität wurde ebenfalls ein Gendosiseffekt festgestellt. So zeigte der *densiibericum*-Faktor bei den diploiden Pflanzen eine vollständige Dominanz: die Heterozygoten sind ebenso fertil wie die homozygot Dominanten. Dagegen konnten wir bei den tetraploiden Formen eine Heterosis beobachten: die Duplex- und Triplextypen erreichen die beste Fertilität, die dann beim Quadruplextyp wieder absinkt. Die beste Fertilität der tetraploiden Pflanzen bleibt jedoch hinter der der diploiden Pflanzen zurück.

Sowohl das Vorkommen von Nulli- und Simplextypen in der Triplexnachkommenschaft als auch das Auftreten von Quadruplex- und Triplextypen in der Simplexnachkommenschaft ist auf doppelte Reduktion zurückzuführen. Eine Voraussetzung hierfür ist die Bildung von Multivalenten, die in der cytologischen Untersuchung der Meiosis auch beobachtet werden konnten.

Neben der Untersuchung der Gendosiseffekte wurde eine Gibberellinbehandlung bei diploiden rauh- und glattgrannigen Formen durchgeführt, um zu prüfen, ob die Wirkung des Faktors *densiibericum* durch Gibberellinsäure verändert oder aufgehoben werden kann. Es zeigte sich, daß bei den sehr kurzen/sehr dichten Eltern und den sehr kurzen/sehr dichten Typen der F_2-Generation die Ähren etwas verlängert werden. Bei den anderen Genotypen konnten wir keine bzw. nur eine geringe Wirkung der Gibberelline nachweisen. Die Prüfung der Fertilität zeigte, daß bei den sehr kurzen/sehr dichten Eltern der rauh- und glattgrannigen Formen eine negative Wirkung der Gibberellinbehandlung eintrat: die Fertilität wurde reduziert. Bei den sehr langen/sehr lockeren Eltern der glattgrannigen Formen stellten wir dagegen eine Erhöhung der Fertilität durch Gibberellinbehandlung fest. Bei dem gleichen Genotyp der rauhgrannigen

Samen wurde cytologisch festgestellt, daß je höher der Prozentsatz von Aneuploiden ist, um so höher die Zahl schlechter entwickelter Samen ist. Ähnliche Tendenzen wurden auch von SMITH (1951) und REINBERGS (1957) bei tetraploider Gerste sowie von HAGBERG und ELLERSTRÖM (1959) bei autotetraploidem Roggen beobachtet.

Eine Betrachtung der Ähren unseres Materials ließ erkennen, daß die Sterilität im mittleren Drittel der Ähre am niedrigsten ist und sowohl zur Basis wie zur Spitze der Ähre zunimmt. Es wurde auch festgestellt, daß der mittlere Teil der Ähren zuerst blüht, dann die Basis und zuletzt die Ährenspitze. Zwischen dem Zeitpunkt des Blühbeginns und der Fertilität scheinen enge Beziehungen zu bestehen. Je später die Antheren reif werden, um so stärker wird die Sterilität. Es läßt sich daher vermuten, daß die hier auftretende teilweise Sterilität zum Teil an physiologischen Störungen liegt. Auffallend ist die in unserem Material stark herabgesetzte Fertilität bei den sehr kurzen/sehr dichten Pflanzen gegenüber anderen Genotypen. Wie wir im experimentellen Teil beschrieben haben, erhielten wir bei Kreuzungen zwischen sehr kurzen/sehr dichten und sehr langen/sehr lockeren Typen nur wenig Samen, die sich als nicht lebensfähig erwiesen. Bei reziproker Kreuzung erhielten wir gut entwickelte Samen. Aus diesen Beobachtungen dürfen wir schließen, daß als Ursachen der teilweisen Sterilität neben physiologischen Störungen auch eine Subletalität der Eizellen in Frage kommt. An Hand der Ergebnisse von LINDSTRÖM (1932), der bei tetraploiden Tomaten gut ausgebildete Pollen, jedoch Früchte mit abortierten Samen erhielt, kam MÜNTZING (1936) zu ähnlichen Vermutungen.

In unserem Material ist die Fertilität außerdem von der Gendosis abhängig. Für die diploiden Formen konnte eine vollständige Dominanz festgestellt werden, bei den tetraploiden Formen dagegen eine Heterosis: die Duplex- und Triplextypen erreichten die beste Fertilität, die beim Quadruplex wieder einen Abfall zeigte. Die Fertilität dieser tetraploiden Typen bleibt jedoch weit hinter der der diploiden Pflanzen zurück.

Nun erhebt sich für den Pflanzenzüchter das Problem, wie man die Fertilität der durch Colchizinbehandlung entstandenen tetraploiden Formen der *erectoides*-Mutanten steigern kann. Auf Grund ihrer Standfestigkeit könnten sie eine wirtschaftliche Bedeutung erlangen. In den letzten Jahren wurden in dieser Richtung viele Arbeiten an verschiedenen Objekten durchgeführt.

Bei den natürlichen Polyploiden ist die Selektion weit wirksamer als bei den artifiziellen Polyploiden. Hier zeigten jedoch Untersuchungen an *Brassica campestris* (PARTHASARATHY und RAJAN 1953) und an Zuckerrüben (RASMUSSON 1953), daß man durch Selektion günstiger Genotypen nach mehreren Generationen eine teilweise Erhöhung der Fertilität erreichen kann.

Die Sterilität scheint um so stärker zu sein, je homozygoter das Ausgangsmaterial ist. Bei polyploidisierten Bastarden war die Auslese von Typen mit besserer Fertilität einfacher.

Nach SMITH (1959/1960) und REINBERGS und SHEBESKI (1959, 1961) erhielt man durch Selektion von homozygoten sechszeiligen tetraploiden Gersten keine Verbesserung der Fertilität, während die Selektion an homozygoten zweizeiligen Gersten die Fertilität steigert (ONO 1952). Eine Erhöhung der Fertilität ist bei sechszeiliger Gerste durch Bastardierung zu erreichen. Nach SMITH (1959/1960) und MÜNTZING (1956) scheint es so zu sein, daß je weniger verwandt die zur

Kreuzung benutzten Arten sind, um so höher die Fertilität in der Folgegeneration ist.

Daraus ist zu folgern, daß man in der Polyploidiezüchtung durch eine Kombination von Selektion und Hybridisierung eine bessere Fertilität erreichen kann.

Zusammenfassung

An tetraploiden rauh- und glattgrannigen Formen der Wintergerste *Hordeum vulgare* convar. *hexastichon* wurden Untersuchungen über die Gendosiswirkung des pleiotropen Faktors *densiibericum* durchgeführt, der gleichzeitig die quantitativen Merkmale Halmlänge, Ährendichte und Glumagröße kontrolliert. Seine Wirkung auf die Halmlänge und Ährendichte ist gleichartig, während er die Glumagröße sowie die Fertilität unterschiedlich beeinflußt.

Auf Grund der Spaltungsverhältnisse 1 : 2 : 1 der diploiden und 1 : 8 : 18 : 8 : 1 der tetraploiden F_2-Generation konnte angenommen werden, daß es sich hier um einen monogenen Faktor handelt, der in bezug auf die Merkmale Halmlänge und Ährendichte unvollständig dominant ist: mit zunehmender Zahl dominanter Allele werden die Ähren immer lockerer und die Halme immer länger. Dagegen beeinflußt der Faktor *densiibericum* die Ausbildung der Glumae bei diploiden und tetraploiden Formen unterschiedlich: während die diploiden Formen eine unvollständige Dominanz aufweisen, ist bei den tetraploiden Formen die Wirkung des Faktors *di*$^{-}$ erst bei zweifacher Dosis, im Duplextyp, zu erkennen, in dem gleich die volle Wirkung erreicht wird.

Bei der Fertilität wurde ebenfalls ein Gendosiseffekt festgestellt. So zeigte der *densiibericum*-Faktor bei den diploiden Pflanzen eine vollständige Dominanz: die Heterozygoten sind ebenso fertil wie die homozygot Dominanten. Dagegen konnten wir bei den tetraploiden Formen eine Heterosis beobachten: die Duplex- und Triplextypen erreichen die beste Fertilität, die dann beim Quadruplextyp wieder absinkt. Die beste Fertilität der tetraploiden Pflanzen bleibt jedoch hinter der der diploiden Pflanzen zurück.

Sowohl das Vorkommen von Nulli- und Simplextypen in der Triplexnachkommenschaft als auch das Auftreten von Quadruplex- und Triplextypen in der Simplexnachkommenschaft ist auf doppelte Reduktion zurückzuführen. Eine Voraussetzung hierfür ist die Bildung von Multivalenten, die in der cytologischen Untersuchung der Meiosis auch beobachtet werden konnten.

Neben der Untersuchung der Gendosiseffekte wurde eine Gibberellinbehandlung bei diploiden rauh- und glattgrannigen Formen durchgeführt, um zu prüfen, ob die Wirkung des Faktors *densiibericum* durch Gibberellinsäure verändert oder aufgehoben werden kann. Es zeigte sich, daß bei den sehr kurzen/sehr dichten Eltern und den sehr kurzen/sehr dichten Typen der F_2-Generation die Ähren etwas verlängert werden. Bei den anderen Genotypen konnten wir keine bzw. nur eine geringe Wirkung der Gibberelline nachweisen. Die Prüfung der Fertilität zeigte, daß bei den sehr kurzen/sehr dichten Eltern der rauh- und glattgrannigen Formen eine negative Wirkung der Gibberellinbehandlung eintrat: die Fertilität wurde reduziert. Bei den sehr langen/sehr lockeren Eltern der glattgrannigen Formen stellten wir dagegen eine Erhöhung der Fertilität durch Gibberellinbehandlung fest. Bei dem gleichen Genotyp der rauhgrannigen

Form war kein Unterschied zwischen den behandelten Pflanzen und der Kontrolle nachzuweisen. Der Faktor *densiibericum* gehört also nicht zu den *erectoides*-Mutanten, bei denen durch Gibberellinbehandlung eine Phänokopie der Normalform erzielt werden kann.

Herrn Prof. Dr. WALTHER HOFFMANN danke ich sehr herzlich für die Überlassung des Themas und seine stets fördernden Anregungen und Herrn Prof. Dr. H. LÜERS für sein Interesse am Fortgang der Arbeit. Frau Prof. Dr. G. LINNERT und Frau Dr. G. ZIPPEL (geb. KESSLER) möchte ich ganz besonders für wertvolle Anregungen und fördernde Kritik danken.

Ebenso danke ich dem Akademischen Auslandsamt der Freien Universität Berlin, mit dessen Hilfe die vorliegende Dissertation durchgeführt werden konnte. Den technischen Hilfskräften des Instituts für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Technischen Universität Berlin sei ebenfalls an dieser Stelle herzlich gedankt.

Summary

Investigations on the dose effect of a factor with pleiotropic action (*densiibericum*) in diploid and tetraploid barley (*Hordeum vulgare* convar. *haxastichon*)

Investigations were made in tetraploid rough and smooth-awned forms of the winter barley *Hordeum vulgare* convar. *hexastichon* on the gene-dose effect of the pleiotropic factor *densiibericum*, which at the same time also controls the quantitative characters straw length, ear density and glume size. Its effect on straw length and ear density is similar whereas it affects glume size and fertility differently.

On the basis of the segregation ratios 1 : 2 : 1 for the diploid and 1 : 8 : 18 : 8 : 1 for the tetraploid F_2 generation it could be assumed that one is dealing here with a monogenic factor that is incompletely dominant in relation to the characters straw length and ear density: with increasing numbers of dominant alleles the ears become progressively laxer and the straw progressively longer. On the other hand the factor *densiibericum* affects the formation of the glumes differently in diploid and tetraploid forms: while the diploid forms display incomplete dominance, in the tetraploid forms the effect of the factor di^+ is recognizable only with a double dose, in the duplex type, in which the full effect is reached immediately.

A gene-dose effect was observed also for fertility. Thus the *densiibericum* factor displayed complete dominance in the diploid plants: the heterozygotes are quite as fertile as the homozygous dominants. On the other hand in the tetraploid forms heterosis could be observed: the duplex and triplex types attained the best fertility, which then diminished again in the quadruplex type. The best fertility in the tetraploid plants however remains below that of the diploid plants.

Both the occurrence of nulliplex and simplex types in the triplex progeny and also the appearance of quadruplex and triplex types in the simplex progeny are ascribed to double reduction. A prerequisite for this is the formation of multivalents, which could also be observed in the cytological investigations of meiosis.

In addition to the investigation of the gene-dose effect, gibberellin treatment of the diploid rough and smooth-awned forms was carried out, in order to test whether the effect of the factor *densiibericum* could be altered or suppressed by gibberellic acid. It was found that in the very short/very dense parents and the very short/very dense types in the F_2 generation the ears became somewhat longer. In the other genotypes we were abie to demonstrate no effect or only a very slight effect of gibberellins. Testing the fertility showed that in the very short/very dense parents of the rough and smooth-awned forms a negative effect of the gibberellin treatment occurs: fertility was reduced. In the very long/very lax parents of the smooth-awned forms on the other hand we observed an increase in fertility after gibberellin treatment. In the same genotype of the rough-awned form no difference between the treated and control plants could be detected. The factor *densiibericum* does not therefore belong to the *erectoides* mutants, in which a phenocopy of the normal form can be produced by gibberellin treatment.

Literaturverzeichnis

Böhme, H., und H. R. Schütte, 1956: Genetisch-biochemische Untersuchungen über Blütenfarbstoffe an Mutanten von *Antirrhinum majus* (L.). I. Mitt. Biol. Zbl. **75**, 597—611.

Bremer, G., and D. E. Bremer-Reinders, 1954: Breeding of tetraploid rye in the Netherlands. Euphytica **3**, 49—63.

Brian, P. W., et al., 1954: The plant-growth-promoting properties of gibberellic acid, a metabolic of the fungus *Gibberella fujikuroi*. J. Sci. Food Agric. **5**, 602—612.

— —, and H. G. Hemming, 1955: The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. Physiol. Plantarum **8**, 669—681.

Brix, K., 1955: Quantitative Untersuchungen an Chlorophylldefekten und normalen diploiden und tetraploiden Pflanzen. Züchter **25**, 246—252.

— —, und F. Quadt, 1953: Experimentell genetische Untersuchungen über die Natur eines natürlichen Polyploiden (*Dactylis glomerata*). Z. Pflanzenzüchtg. **32**, 407—420.

Catcheside, D. G., 1956: Double reduction and numerical nondisjunction in tetraploid maize. Heredity (London) **10**, 205—218.

Correns, C., 1901: Bastarde zwischen Maisrassen. Ges. Abh. Vererbungswiss. 1899—1924. Verlag Springer, Berlin, 1924.

— —, 1903: Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **21**, 133—147.

Daeves, K., 1952: Rationalisierung durch Großzahlforschung. Verlag Stahleisen, Düsseldorf.

— —, und A. Beckel, 1958: Großzahlforschung und Häufigkeitsanalyse. Verlag Chemie, Weinheim.

Darlington, C. D., 1932: Recent advances in cytology. London.

Feucht, J. F., and D. P. Watson, 1958: The effect of gibberellins on internodal tissues of *Phaseolus vulgaris* L. Amer. J. Bot. **45**, 520—522.

Fiedler, W., 1957: Erblichkeitsverhältnisse bei einer tetraploiden „immerspaltenden" Levkoje. Züchter **27**, 193—203.

Fisher, R. A., 1949: The theory of inbreeding. London.

— —, and K. Mather, 1943: The inheritance of style length in *Lythrum salicaria*. Ann. Eug. **12**, 1—23.

Fröier, K., W. Hoffmann, E. Sandegren und H. Thunaeus, 1959: Gerste (*Hordeum vulgare* L.). In: H. Kappert und W. Rudorf, Handb. Pflanzenzüchtg. II, 2. Aufl. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Hagberg, A., and S. Ellerström, 1959: The competition between diploid, tetraploid and aneuploid rye. Hereditas **45**, 369—416.

— —, et al., 1963: Induced mutations in the improvement of selfpollinated crops, p. 105—124. Recent Plant Breeding Research, Svalöf, 1946—1961.

Lebenslauf

Am 5. Januar 1935 wurde ich — NGUYEN THI MAN — als Tochter des Kaufmannes NGUYEN HUU THIEM und seiner Ehefrau NGUYEN THI QUI in Da-Nang, Viet-Nam, geboren.

Von 1941 an ging ich zur Volksschule der Stadt Da-Nang. Im Jahre 1946, als ich die erste Klasse der Mittelschule besuchte, brach der Krieg aus, so daß meine Schulausbildung unterbrochen werden mußte. 1949 wurde ich in die Oberschule der Stadt Dalat eingeschult, die ich 1956 nach Ablegung des Abiturs verließ. Alsdann nahm ich mein Studium an den Universitäten Saigon und Huê auf (Fachrichtung Naturwissenschaft); im Sommer 1960 bestand ich in Huê mit Prädikat meine Abschlußprüfung und damit erwarb ich die Lehrbefähigung für die Oberschulen meines Landes. Im November 1960 setzte ich meine Studien an der Freien Universität Berlin mit Hilfe eines Stipendiums fort, das der Universität Huê von der Außenkommission der Freien Universität Berlin zur Verfügung gestellt wurde.

Seit April 1962 bin ich mit der Anfertigung meiner Dissertation unter der Leitung der Herren Professor Dr. HERBERT LÜERS und Professor Dr. WALTHER HOFFMANN am Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung in Berlin-Dahlem beschäftigt.